ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 70
5
МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 70 (1985) № 5

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская* и *Л. М. Егорова*

Сдано в набор 8.02.85. Подписано к печати 29.04.85. М-27851. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30. Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 15.27. Тираж 2253. Тип. зак. 122.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 58 : 061.6 (47+57) : 341.3

И. Т. Васильченко

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА АН СССР В ДНИ ВЕЛИКОЙ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ВОЙНЫ 1941—1945 гг.

I. T. VASSILCHENKO. V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR DURING THE GREAT PATRIOTIC WAR 1941—1945

Великая Отечественная война стала одним из суровейших испытаний жизненности социалистического строя. Проверке было подвергнуто все то, что с таким великим трудом и стараниями, ценой огромного напряжения было создано советским народом под руководством Коммунистической партии. В грозное военное время ученые нашей страны отдавали все свои силы, энергию, знания, умение и саму жизнь делу защиты Родины. Внесли свой посильный вклад в оборону г. Ленинграда, в победу над фашистской Германией и сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

В первые же дни войны значительное число сотрудников института были призваны в ряды Советской Армии и Военно-Морского Флота или добровольно вступили в дружины Народного ополчения. Оставшиеся в институте сотрудники работали на строительстве оборонительных сооружений, бомбоубежищ, нередко под огнем противника, при артобстрелах и налетах вражеской авиации.

Часть сотрудников, не связанных непосредственно с обороной города, в 1941—1942 гг. была эвакуирована. Небольшая группа, в которой был и директор института член-корреспондент АН СССР Б. К. Шишкин, выбыла из Ленинграда в Казань в ноябре 1941 г. Директором института был назначен В. С. Соколов.

Несмотря на исключительно тяжелую обстановку в блокадном городе, когда почти ежедневно умирали от голода сотрудники, институт продолжал жить и работать.

15 XI 1941 на территории института взорвалась фугасная авиабомба, все стекла в оранжереях были выбиты взрывной волной и ценнейшая коллекция тропических растений осталась без укрытия на морозе. Огромными усилиями сотрудников удалось спасти небольшую часть растений, которые были перенесены в квартиры жилого дома.

Не прекращалась и научная деятельность. Зимой 1941 г. в темном холодном помещении библиотеки с наглухо заделанными окнами при свете примитивных светильников проходили заседания Ученого совета под председательством В. С. Соколова; ученым секретарем был И. А. Линчевский. На заседаниях проходили даже защиты диссертаций сотрудниками института.

В конце декабря 1941 г. для спасения оставшихся в живых ученых института был организован небольшой стационар с улучшенным питанием и отоплением помещений. Однако не все ученые, даже находившиеся в стационаре, выжили. Умерли Н. Ф. Гончаров, В. И. Кречетович, Е. Г. Черняковская и др.

К весне 1942 г. план работы сотрудников был перестроен на оборонную тематику. Были опубликованы брошюра «О веточном корме» и «Памятка коннику по применению местных кормов зимой». Начали разрабатываться методы

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1985 г.

(В. П. Савич, А. А. Корчагин и др.) медицинского применения сфагновых мхов как антисептиков для раненых. Особое значение приобрела разработка методов дешифровки аэроснимков для военных целей (Б. Н. Городков, Е. А. Галкина и др.).

Ботаники института проводили огромную разъяснительную работу по использованию дикорастущих растений в пищевых целях; были изданы популярные листовки, плакаты, напечатаны статьи в газетах, прочитаны лекции, организованы выставки. И. А. Панков и А. А. Никитин издали брошюру «Приготовление пищи из ботвы и дикорастущих съедобных растений», И. А. Линчевский опубликовал книгу «Главнейшие дикорастущие пищевые растения Ленинградской области». В институте была разработана методика (Е. А. Галкина и др.) приготовления витаминного напитка из сосновой хвои. Было организовано широкое изготовление этого антицинготного напитка (О. А. Пидотти и др.), которым снабжались раненые бойцы, находившиеся в госпиталях Ленинграда.

На интродукционном питомнике института под руководством Н. Н. Монтеверде выращивались лекарственные растения для нужд города-фронта. Этот питомник давал значительную продукцию валерианового корня, наперстянки и других видов лекарственного сырья.

Как особо важную задачу институту поручили организацию выращивания овощей непосредственно на территории ботанического сада, а также в городе на всех пригодных для этой цели участках. Для выполнения этого задания в институте была создана бригада специалистов (В. И. Чирков, А. Ф. Бельденкова, В. Ф. Карякина, А. И. Сметанникова и др.). Эта бригада проделала огромную работу по пропаганде методов выращивания овощей. В институте был создан показательный питомник огородных растений (Н. И. Курнаков, А. А. Князев, А. И. Белкина и др.), было выращено огромное количество рассады различных овощных культур.

В военные годы ряд сотрудников Ботанического института защитили диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук (В. Ф. Купревич, Н. Ф. Гончаров, В. А. Бриллиант, Ал. А. Федоров, А. И. Лесков, А. В. Прозоровский), а также ученой степени кандидата биологических наук (П. К. Крашенинников, О. А. Пидотти, Э. Ф. Лейсле, И. А. Линчевский, В. И. Чирков).

После снятия блокады перед населением города встали новые задачи и важнейшая из них — восстановление городского хозяйства. Все сотрудники института приняли в этом активное участие. Одновременно ученые возобновили исследования по своим темам. Большая работа была проведена по редактированию рукописей для 12-го тома «Флоры СССР». Началась также подготовка к печати 13-го тома этого издания и ряда трудов по растительным ресурсам, геоботанике, физиологии и т. д.

В этот послеблокадный период возникла острая необходимость в новых источниках пищевых ресурсов, в частности в витаминоносных растениях. С этой целью Министерство пищевой промышленности организовало Комплексную экспедицию Академии наук СССР в южную Киргизию. Задачей экспедиции было всестороннее изучение лесов этого региона, состоящих из многочисленных видов диких плодовых растений как возможных сырьевых ресурсов для витаминно-консервной промышленности. Экспедиция работала в течение 1944—1945 гг. От Ботанического института в ней принял участие ряд сотрудников-«блокадников». Руководили ботанической частью экспедиции Е. М. Лавренко и С. Я. Соколов.

В течение 1944—1945 гг. постепенно возвращались в Ленинград ранее эвакуированные и воевавшие на фронтах Великой Отечественной войны сотрудники.

Коллектив института понес тяжелейшие потери в годы войны. Погибли 140 товарищей, имена которых высечены на большой мраморной мемориальной доске при входе в Актовый зал института.

О жизни и работе сотрудников Ботанического института АН СССР в годы войны написано много, опубликован «Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года (1941—1943 гг.) Великой Отечественной войны».

Прошло уже 40 лет, как советские ботаники трудятся под мирным небом. Но память об ужасах войны не изгладится никогда. Она обязывает всех нас активно бороться за сохранение мира, чтобы на Земле всегда были цветущие поля, луга и леса.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 I 1985.

УДК 581.84

Т. Р. Милашвили, Ю. В. Гамалей

СТРУКТУРА ПЛАСТИДНОГО АППАРАТА В СУККУЛЕНТНЫХ ЛИСТЬЯХ С РАЗНОЙ АНАТОМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИЕЙ

T. R. MILASHVILI, Ju. V. GAMALEY. THE PLASTID STRUCTURE IN SUCCULENT LEAVES OF DIFFERENT ANATOMICAL ORGANIZATION

Проведено сравнительное изучение структуры пластидного аппарата в суккулентных листьях *Peganum harmala* и *Peperomia obtusifolia*, различающихся взаимным расположением хлоренхимы и водоносной ткани. *P. harmala* свойственна обычная для большинства суккулентов анатомия листа: водоносная паренхима вместе с погруженными в нее проводящими пучками расположена внутри 2—3-слойной хлоренхимы палисадного типа. У *P. obtusifolia* однослойная хлоренхима, состоящая из бокаловидных клеток, заключена внутри многослойной водоносной гиподермы. Установлено, что основные структурные показатели пластид (число и величина, степень гранальности, объем пластидома в клетке) специфичны для типов клеток и практически не зависят от их расположения внутри листовой пластинки. Это доказывает, что внутренние факторы, контролирующие дифференциацию клеток на специализированные типы, в большей мере определяют распределение и структуру пластид в листе, чем внешние факторы среды. Для обоих типов суккулентной анатомии отмечено наличие развитых хлоропластов в водоносной ткани. По структурным показателям они могут незначительно отличаться от хлоропластов ассимиляционной ткани, но концентрация их в клетках водоносной ткани намного ниже, чем в хлоренхиме. Отмечены некоторые таксономические особенности пластидного аппарата: максимальная величина и численность пластид в клетке, особенности их формы, предел гранообразования, типы запасных структур.

Большое структурное разнообразие пластидного аппарата — характерная особенность зрелых листьев высших растений. Варьирование структуры пластид по величине и форме, развитию мембранной системы, набору включений матрикса исследовали на материале ряда двудольных и однодольных растений (Miyake, Maeda, 1976; Whatley, 1979; Mikulska e. a., 1981, 1982; Гамалей, 1983). Однако работ, детально описывающих дифференциацию пластид во всех тканях листа, сравнительно немного. В частности H. Miyake и E. Maeda (1976) изучили ультраструктуру пластидного аппарата в тканях листа *Oryza sativa*. Структура пластид варьировала по тканям, но в пределах однотипных клеток была постоянной. Авторы отмечали дифференцированность пластид и на клеточном уровне: структурные различия были зафиксированы в пластидах ряда специализированных клеток, таких как замыкающие клетки устьица, ситовидные элементы и клетки-спутники. Пластиды всех тканей листа были исследованы и у *Amaranthus retroflexus* (Fisher, Evert, 1982). Авторы описывают 7 ультраструктурных разновидностей хлоропластов, встречающихся в разных клеточных типах листа.

Исходными структурными предшественниками столь разнообразной пластидной популяции листа являются пропластиды меристематических тканей (Mühlethaler, 1971). Дальнейшая дифференциация пластид происходит по мере роста листа и дифференциации тканей (Whatley, 1979). Уже на ранних этапах развития листа *Phaseolus vulgaris* выявляются заметные различия пластидной структуры в разных клеточных типах: пластиды различаются по размерам и количеству крахмала. Дифференциация пластид по структуре мембранной системы происходит несколько позже. Предполагается, что онтогенетическая последовательность развития пластид зависит от типа клетки и определяется стадией дифференциации и физиологическим состоянием клетки (Whatley, 1979; Mikulska e. a., 1981, 1982).

Большое влияние на формирование ультраструктуры пластидного аппарата растений оказывают условия внешней среды, особенно световой режим (Тагеева и др., 1971; Силаева, 1978; Sundqvist e. a., 1980). Доказательством тому служат экспериментальные данные о влиянии разной интенсивности света на структуру тилакоидной системы хлоропластов. При низкой интенсивности света величина гран увеличивается, при высокой уменьшается, причем хлоропласты молодых листьев более отзывчивы на изменения условий освещения, чем хлоропласты зрелых и стареющих листьев (Ballantine, Ford, 1970; Taylor, Craig, 1971). Существенно влияют на дифференциацию пластид по этому и другим признакам такие экологические факторы, как температура среды, фотопериод, минеральное питание, обеспеченность водой и т. д. (Силаева, 1978; Sundqvist e. a., 1980).

Однако, несмотря на признание ведущей роли светового фактора в развитии пластид, известно, что во многих типах клеток, находящихся в равных условиях освещения, обнаруживаются пластиды разных типов. Отличаются по структуре пластидного аппарата разные типы эпидермальных клеток, хотя они формируются в одинаковых условиях (Freeman, 1973; Mikulska e. a., 1981). Авторы проследили последовательные структурные и функциональные изменения пластид в процессе дифференциации основных эпидермальных клеток и замыкающих клеток устьиц в листьях *Opuntia basilaris* и *Clivia miniata*. Не могут быть объяснены воздействием светового фактора и различия пластидной структуры в цилиндрических листьях суккулентов (*Iljinia*, *Micropeplis*, *Salsola*), где пластиды клеток хлоренхимы и водоносной паренхимы являются гранальными хлоропластами, а пластиды расположенной между ними паренхимной обкладки — агранальными (Гамалей, 1983). Возможны и другие примеры.

Выяснение роли внешних и внутренних факторов в дифференциации пластид требует дальнейших исследований. В связи с этим представляет интерес проведение сравнительного изучения пластидного аппарата в листьях растений, различающихся по анатомической структуре. В качестве таких объектов могут быть избраны суккулентные листья с разным распределением хлоренхимы и водоносной паренхимы.

Материал и методика

В качестве объектов исследования взяты зрелые, закончившие рост листья *Peganum harmala* L. (сем. *Zygophyllaceae*) и *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr. (сем. *Piperaceae*). При сходном изолатеральном строении листьев этих растений взаимное расположение хлоренхимы и водоносной ткани в них противоположное: у *P. harmala* водоносная паренхима локализована внутри хлоренхимы, у *P. obtusifolia*, наоборот, хлоренхима размещена внутри водоносной гиподермы.

Peperomia obtusifolia — южно-американское тропическое растение с широким ареалом и экологическим диапазоном. Легко переносит сухие условия, обитает на солнечных каменистых склонах, скалах, иногда в пустынях. Материал для исследования взят из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), в условиях которой данный вид сохраняет характерный аридный габитус и суккулентность листьев. *Peganum harmala* — типичный представитель пустынной флоры, хотя чаще, чем другие парнолистниковые, встречается в оазисах. Материал собран в оазисе Эхийн-Гол, на территории Заалтайской Гоби (МНР).

Препарацию листьев проводили по стандартной методике: фиксация фрагментов листа глутаровым альдегидом и осмием, заливка в эпон. Морфометрическую обработку снимков делали по методике, описанной в более ранней работе (Милашвили, Гамалей, 1985).

Результаты исследования

Суккулентный лист с водоносной паренхимой (*Peganum harmala*). Плоские сочные мясистые листья *P. harmala* имеют 1-слойную эпидерму, 2—3-слойную изолатеральную хлоренхиму палисадного типа,

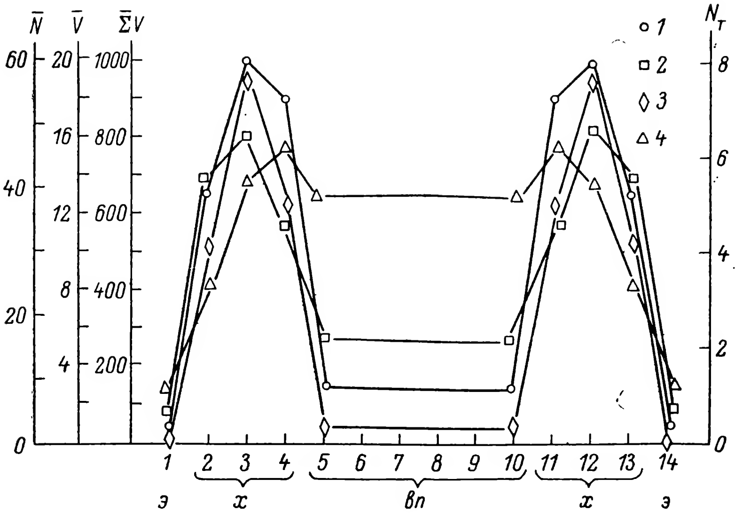


Рис. 1. Изменения характеристик пластидного аппарата по клеточным слоям в листе *Peganum harmala.*

По оси абсцисс: клеточные слои (*э* — эпидерма, *х* — хлоренхима, *вп* — водоносная паренхима); *по оси ординат*: *1* — число пластид в клетке ($\bar{N}$); *2* — объем пластиды ($\bar{V}$), мкм^3; *3* — суммарный объем пластид в клетке (ΣV), мкм^3; *4* — среднее число тилакоидов в гране ($\bar{N}_T$).

многослойную водоносную паренхиму с погруженными в нее проводящими пучками (табл. I, *А*). Палисадная ткань рыхлая, клетки разделены крупными межклетниками. В центральной части листа, занятой округлыми водозапасающими клетками, плотность ткани выше, объем межклетников меньше. Бесцветные клетки водоносной паренхимы выглядят пустыми, так как основной клеточный объем занимает центральная вакуоль.

Пластиды всех типов клеток (за исключением ситовидных элементов) — хлоропласты. Основная масса пластид сосредоточена в хлоренхиме. Располагаются они вдоль клеточных стенок без интервалов (табл. I, *Б—Г*). В местах стыка соседних хлоропластов обнаруживаются контактирующие с ними митохондрии и пероксисомы. Обращает на себя внимание очень плоская форма хлоропластов. Наиболее тонкие пластиды наблюдаются в третьем слое хлоренхимы (табл. I, *Г*). Количественное распределение пластид по слоям хлоренхимы примерно равное, хотя в первом, самом наружном слое число пластид несколько ниже, чем во втором и третьем слоях. Такие же плоские хлоропласты, но меньших размеров встречаются в водоносной паренхиме (табл. II, *В*, *Г*). Водоносная ткань значительно уступает хлоренхиме по количественным показателям пластидома, однако хлоропласты этих тканей сравнимы по структуре тилакоидной системы. Им свойственны многочисленные мелкие граны, тилакоидная система — светового типа (табл. I, *Г*; II, *Г*). По направлению в глубь листа в пластидах хлоренхимы наблюдается укрупнение гран. Изменение структурных показателей пластид от осевой плоскости листа к обеим его поверхностям совершенно одинаковое (рис. 1); в структуре и топографическом распределении пластид наблюдается та же изолатеральность, что и в анатомическом строении (табл. I, *А*). В клетках водоносной паренхимы эти показатели заметно снижены, за исключением показателя степени развития тилакоидной системы. Наименьшие их значения характерны для эпидермы и паренхимных клеток проводящих пучков. Пластиды верхней и нижней эпидермы не различаются по структуре. Эпидермальные пластиды — мелкие, наименее развитые хлоропласты, не содержащие гран (табл. II, *А*). Небольшие граны, по 2—3 тилакоида, обнаруживаются в хлоропластах замыкающих клеток устьиц. Отличаются эти пластиды от эпидермальных по содержанию крахмала (в пластидах эпидермы крахмал отсутствует). Небольшие крахмальные зерна, по 1—2 на хлоропласт, обнаруживаются в пластидах хлоренхимы. Характерной особенностью хлоропластов *P. harmala* является наличие в строме крупных

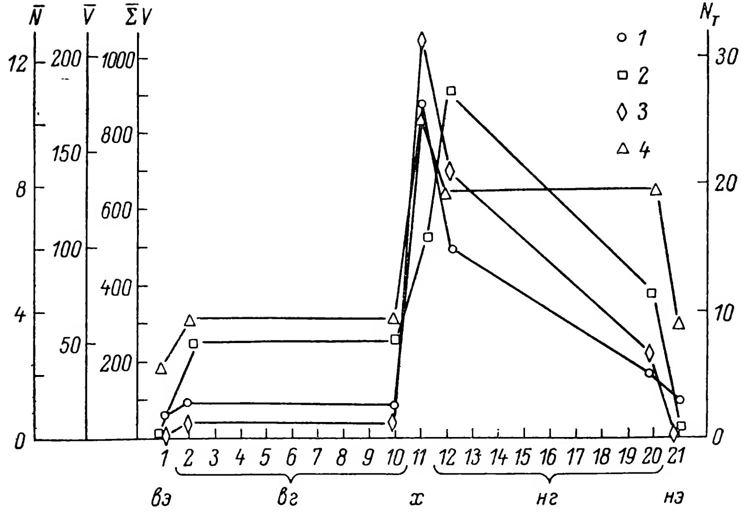


Рис. 2. Изменения характеристик пластидного аппарата по клеточным слоям в листе *Peperomia obtusifolia.*

По оси абсцисс: клеточные слои (*вэ* — верхняя эпидерма, *вг* — верхняя гиподерма, *х* — хлоренхима, *нг* — нижняя гиподерма, *нэ* — нижняя эпидерма); *по оси ординат* — то же, что на рис. 1.

редких пластоглобул. Диаметр пластоглобул превышает толщину пластид (табл. I и II). Исключение составляют эпидермальные пластиды, содержащие многочисленные мелкие пластоглобулы (табл. II, *А*).

Суккулентный лист с водоносной гиподермой (*Peperomia obtusifolia*). Внешне сходные с листьями *P. harmala* листья *P. obtusifolia* имеют совсем иную анатомическую организацию. Водозапасающая ткань находится непосредственно под эпидермой и представлена многослойной водоносной гиподермой (табл. III, *А*). Однослойная хлоренхима расположена в центре листа внутри водоносной гиподермы и составлена так называемыми бокаловидными клетками. Хлоропласты сосредоточены «на дне», в нижней части клетки (табл. III, *Б*). Верхняя и нижняя гиподерма (по 8—9 слоев каждая) различаются по размерам клеток. Крупные бесцветные водозапасающие клетки верхней гиподермы выглядят совершенно пустыми, тогда как в нижней гиподерме, представленной клетками меньших размеров, обнаруживается небольшое число крупных пластид. Проводящие пучки расположены во внутренних слоях нижней гиподермы, прилегающих к хлоренхиме.

У *P. obtusifolia* в отличие от *P. harmala* пластиды округлые, почти шаровидные (табл. III и IV). Размер пластид в листе варьирует в очень больших пределах (рис. 2). Наиболее крупными являются пластиды хлоренхимы и нижней гиподермы (до 170 мкм^3). Очень мелкие пластиды свойственны клеткам эпидермы и паренхимным клеткам пучка (1—5 мкм^3). Хлоренхима имеет наибольшие показатели по числу хлоропластов и по степени развития тилакоидной системы (рис. 2). Хлоропласты содержат очень крупные граны (иногда до 70 тилакоидов в гране). Характерной особенностью этих хлоропластов является отсутствие ориентированности гран по отношению к оси пластиды (табл. III, *В*, *Г*). Хлоропласты содержат большое число мелких пластоглобул и небольшие зерна крахмала. Верхняя и нижняя гиподерма заметно различаются как по числу, так и по структуре пластид. Хлоропласты верхней гиподермы редко встречаются, характеризуются малыми размерами, слабым развитием тилакоидной системы, наличием в строме небольших одиночных крахмальных зерен, многочисленных мелких пластоглобул и иногда белковых включений (табл. IV, *А*, *Б*). В нижней гиподерме число пластид выше, тилакоидная система сложнее (табл. IV, *В*, *Г*). Характерная особенность этих пластид — высокая степень крахмалонакопления. В основном это свойственно клеточным слоям, непосредственно примыкающим к хлоренхиме. Пластиды этих клеток содержат крупное крахмальное зерно, занимающее почти всю строму. Иногда наряду с крахмалом обнаруживаются белковые включения (табл. IV, *B*). Структурные показатели пластид в нижней гиподерме послойно снижаются (от хлоренхимы к эпидерме), кроме степени развития тилакоидной системы (рис. 2). Эпидермальные пластиды, а также пластиды паренхимных клеток пучка отличаются наименьшими показателями как по числу, так и по их величине. Тилакоидная система их развита значительно слабее. Пластиды содержат многочисленные мелкие пластоглобулы и по 1—2 крахмальных зерна на хлоропласт. В пластидах устьичных клеток количество крахмала значительно выше, чем в других эпидермальных клетках.

Обсуждение результатов

Обращение к объектам с разной анатомической структурой листа дает возможность сопоставить однотипные, но занимающие разное топографическое положение в листе клетки по организации пластид и на основании сравнительного анализа определить факторы, контролирующие развитие этих органелл.

Число пластид. Оба анатомических типа листа характеризуются значительным варьированием числа пластид в тканях. Сравнительный анализ графиков по этому показателю (рис. 1 и 2) позволил выявить определенную закономерность в распределении пластид в однотипных клетках листьев с разной анатомией.

Наибольшее число хлоропластов в обоих типах листа свойственно хлоренхиме, независимо от местоположения этой ткани в листе. Хлоропласты встречаются и в клетках водоносной ткани, однако концентрация пластид в них очень низкая. Увеличение объема клеток в этой ткани не сопровождается повышением числа хлоропластов. Зависимость между размерами клетки и числом хлоропластов в ней, отмеченная для мезофилла (Honda e. a., 1971; Boasson e. a., 1972; Мокроносов, Багаутдинова, 1974), для водоносной паренхимы не характерна. Суммарно водоносная паренхима содержит значительно меньше пластид, чем хлоренхима (рис. 1 и 2), и, вероятно, фотосинтетическая активность этой ткани не очень высокая. Эпидермальные клетки в обоих суккулентных листьях содержат мало пластид. Наименьшие количественные показатели характерны для паренхимных клеток проводящего пучка.

Нетрудно заметить, что, несмотря на разный анатомический тип листа, оба вида имеют большое сходство по распределению пластид в однотипных клетках, где бы они ни располагались в листе. Можно предположить, что возникновение межтканевых различий по числу пластид в листе в основном связано с типом специализации тканей. Нельзя исключить и участие внешних экологических факторов в становлении количественных различий пластидного аппарата листа. Известно, что на репликацию хлоропластов большое влияние оказывают световой режим и температура (Ballantine, Ford, 1970; Possingham, Smith, 1972; Assahi, Toyama, 1982). Некоторые внутритканевые различия по числу хлоропластов у *P. harmala* в слоях хлоренхимы, а у *P. obtusifolia* — в верхней и нижней гиподерме могут быть вызваны изменениями освещенности и градиентом других экологических факторов внутри тканей.

Величина и форма. Размер пластид в листе у обоих суккулентов варьирует в очень больших пределах: у *P. harmala* — от 1 до 16, у *P. obtusifolia* — от 5 до 170 мкм^3. Самые крупные пластиды характерны для хлоренхимы. Пластиды водоносной ткани у обоих видов мельче. Исключением являются пластиды нижней гиподермы у *P. obtusifolia*, размеры которых очень велики в связи с накоплением большого количества крахмала в строме. Наименьшие показатели у пластид эпидермы и проводящих тканей.

С такой же закономерностью изменяется и величина суммарного объема пластид в клетке (рис. 1 и 2). Анализ графиков показал, что хлоренхима в обоих анатомических типах листа располагает наибольшим объемом пластидома. Различия между хлоренхимой и водозапасающими тканями (гиподермой или околопучковой паренхимой) по величине пластид могут быть небольшими, но по объему пластидома очень велики (в связи с меньшим числом пластид в водозапасающих клетках). Дифференциация пластид по этому признаку, вероятно, находится под контролем внутренних морфогенетических механизмов, управляющих дифференциацией и специализацией тканей, и эти различия проявляются уже на самых ранних этапах развития листа (Whatley, 1979).

Форма хлоропластов паренхимных клеток видоспецифична: листьям *P. harmala* свойственны очень плоские хлоропласты (отношение осей — 20), листьям *P. obtusifolia* — почти шаровидные (отношение осей — 1.5).

Структура тилакоидной системы хлоропластов. Сравнительный анализ структуры пластид однотипных клеток исследованных листьев показал, что тилакоидная система более гранальная в пластидах хлоренхимы, независимо от ее положения в листе (рис. 1 и 2). У *P. harmala* пластиды водоносной паренхимы по структуре тилакоидной системы сравнимы с пластидами хлоренхимы, у *P. obtusifolia* разница существенная. Оба варианта дифференциации пластид по этому показателю можно объяснить спецификой светового режима в тканях этих листьев.

У *P. harmala* в изопалисадной хлоренхиме наблюдается послойное укрупнение гранальной системы, совпадающее по направлению с ослаблением светового потока от поверхности в глубь листа. По данным экспериментальных работ известно, что при низкой интенсивности света величина гран увеличивается, при высокой — уменьшается (Ballantine, Ford, 1970; Taylor, Craig, 1971), что и прослеживается в слоях хлоренхимы *P. harmala*. Наличие крупных гран у пластид водоносной паренхимы можно объяснить сравнительно низкой интенсивностью света в этой ткани, заключенной внутри многослойной хлоренхимы.

У *P. obtusifolia* пластиды хлоренхимы теневой структуры с очень крупными гранами, что связано со слабой освещенностью этой ткани. Об этом же свидетельствуют бокаловидная форма клеток, локализация пластид в нижней их части и отсутствие ориентации тилакоидов. Судя по световой структуре пластид верхней гиподермы и теневой пластид хлоренхимы и нижней гиподермы, значительное количество прямой солнечной радиации поглощается многослойной верхней гиподермой.

Запасные вещества. Крахмал присутствует в пластидах обоих видов. Однако распределение его по тканям листа имеет различия. У *P. obtusifolia* наиболее высокой степенью крахмалонакопления отличаются пластиды нижней гиподермы. В клетках хлоренхимы крахмала значительно меньше. У *P. harmala* распределение крахмала в клетках хлоренхимы и водоносной паренхимы равномерное, его вообще сравнительно немного. В хлоропластах этого растения обнаружены крупные липидные включения, рост которых не связан с возрастной деградацией тилакоидной системы. Такие же крупные пластоглобулы отмечены в хлоропластах некоторых других растений: *Echinocactus acanthoides* (Thomson, Platt, 1973), *Capsicum annuum* (Simpson, Lee, 1976), *Clivia miniata* (Mikulska e. a., 1982). В работе E. Mikulska с соавторами (1982) указывается на присутствие осмиофильных включений уже на ранних этапах развития пластид в клетках мезофилла *C. miniata*. Функция этих включений не совсем ясна. Эксперименты с *Vitis vinifera* показали, что формирование крупных пластоглобул в пластидах может индуцироваться воздействием высокой температуры (35°), тогда как при более низкой (18°) происходило преимущественное накопление крахмала (Buttrose, Hale, 1971). Авторы считают, что накопление липидов не является результатом старения листьев. Они предполагают, что способность запасать избыток продуктов фотосинтеза не только в виде углеводов (крахмала), но и в виде липидов (в зависимости от температуры) может быть характерной особенностью некоторых растений, в частности *V. vinifera*. В работе J. Ballantine и B. Ford (1970) также приводятся данные об увеличении содержания липидов в пластидах листа сои при повышении температуры. В хлоропластах *Echinocactus acanthoides* отмечены отсутствие крахмала и накопление в строме только крупных пластоглобул; предполагается, что они являются местом запасания первичных продуктов фотосинтеза (Thomson, Platt, 1973).

Заключение

1. По некоторым структурным признакам пластиды изученных растений различны независимо от тканевой специфики; эти признаки, по-видимому, таксоноспецифичны. К ним относятся форма пластид (у *Peganum* — очень

плоская, у *Peperomia* — почти шаровидная), их предельная величина (у *Peganum* — 16, у *Peperomia* — 170 мкм^3), максимальное число на клетку (у *Peganum* — 60, у *Peperomia* — 10), предел гранообразования (у *Peganum* — 10 тилакоидов, у *Peperomia* — 70), тип запасных структур (у *Peganum* — пластоглобулы, у *Peperomia* — главным образом крахмальные зерна). Попытка объяснения этих особенностей непосредственным влиянием внешних факторов среды в онтогенезе без учета специфики филогенетической эволюции видов не может быть успешной.

2. Характер различий пластид хлоренхимы и водоносной паренхимы у *Peperomia* и *Peganum* одинаковый, несмотря на противоположное расположение тканей в листе. Наибольшие различия между этими тканями наблюдаются по числу пластид и общему объему пластидома в клетке. Величина пластид и степень их гранальности варьируют в меньших пределах.

3. У *Peganum* изменения структурных показателей пластидного аппарата в адаксиальном и абаксиальном направлениях от осевой плоскости одинаковые (кривые симметричны), что согласуется с абсолютно симметричной анатомической организацией изолатерального листа *Peganum* и вертикальной его ориентацией в пространстве, исключающей экологические различия разных поверхностей листа.

4. У *Peperomia* направление изменений пластидных показателей в абаксиальной и адаксиальной частях листовой пластинки одинаковое, но характер этих изменений разный (кривые асимметричны), в нижней гиподерме все показатели снижаются более плавно, чем в верхней. Это сочетается с не совсем симметричной анатомической организацией листа *Peperomia*, горизонтальной его расположенностью и дифференцированностью поверхностей пластинки на верхнюю и нижнюю.

5. Сравнительный анализ двух типов суккулентной анатомии по структуре пластидного аппарата показал, что дифференциация пластид в тканях листа и становление характерной для каждого клеточного типа структуры пластид определяются комплексом внутренних морфогенетических факторов, управляющих специализацией клеток и тканей, и внешних экологических факторов, непосредственно действующих в ходе развития листа. Решающее значение принадлежит морфогенетическим факторам, поскольку в них учтена совокупность экологических воздействий в ходе филогенетического развития вида.

ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В. О дифференциации пластид и митохондрий в листе высших растений. — Цитология, 1983, т. 25, № 4, с. 395—405. — *Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В.* Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика (*Batrachium eradicatum* и *B. peltatum*). — Цитология, 1985, т. 27, № 5, с. 511—517. — *Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И.* Динамика хлоропластов в листьях картофеля. — Физиол. раст., 1974, т. 21, № 6, с. 1132—1138. — *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 203 с. — *Тагеева С. В., Генерозова И. П., Деревянко В. Г., и др.* Разнообразие ультраструктурной организации хлоропластов в зависимости от функционального состояния тканей, генетического фактора и световых условий. — В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. М.: Наука, 1971, с. 126—144. — *Assahi Y., Toyama S.* Some factors affecting the chloroplast replication in the moss *Plagiomnium trichomones*. — Protoplasma, 1982, vol. 112, N 1—2, p. 9—16. — *Ballantine U. E. M., Ford B. J.* The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 10, p. 1150—1159. — *Boasson R., Bonner J. J., Laetsch W. M.* Induction and regulation of chloroplast replication in mature tobacco leaf tissue. — Plant Physiol., 1972, vol. 49, N 1, p. 97—101. — *Buttrose M. S., Hale C. R.* Effects of temperature on accumulation of starch or lipid in chloroplasts of grapevine. — Planta, 1971, vol. 101, N 2, p. 166—170. — *Fischer D. G., Evert R. F.* Studies on the leaf of *Amaranthus retroflexus* (*Amaranthaceae*): chloroplast polymorphism. — Bot. Gaz., 1982, vol. 143, N 2, p. 146—155. — *Freeman T. P.* Developmental anatomy of epidermal and mesophyll chloroplasts in *Opuntia basilaris* leaves. — Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, N 1, p. 86—91. — *Honda S. I., Hongladarom-Honda T., Kwanyen P., Wildman S. G.* Interpretation of chloroplast reproduction derived from correlation between cells and chloroplasts. — Planta, 1971, vol. 97, N 1, p. 1—15. — *Mikulska E., Damsz B., Zolnierowicz H.* Structural and functional polymorphism of plastids in leaves of *Clivia miniata* Rgl. I. Ontogenesis of plastids in epidermis and guard cells. — Acta Soc. Bot. Pol., 1981, vol. 50, N 3, p. 381—389. — *Mikulska E., Damsz B., Zolnierowicz H.* Structural and functional polymorphism of plastids in leaves of *Clivia miniata* Rgl. II. Ontogenesis of plastids in mesophyll cells and in cells surrounding vascular bundles. — Acta Soc. Bot. Pol., 1982, vol. 51,

N 2, p. 157—166. — *Miyake H.*, *Maeda E.* The fine structure of plastids in various tissues in the leaf blade of rice. — Ann. Bot., 1976, vol. 40, N 170, p. 1131—1138. — *Mühlethaler K.* The ultrastructure of plastids. — In: Structure and function of chloroplasts. Berlin: Springer—Verlag, 1971, p. 286. — *Olesen P.* Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C_4-pathway of photosynthesis. — Bot. Not., 1971, vol. 127, N 3, p. 352—363. — *Possingham J. V.*, *Smith J. W.* Factors affecting chloroplast replication in spinach. — J. Exp. Bot., 1972, vol. 23, N 77, p. 1050—1059. — *Simpson D. J.*, *Lee T. H.* Plastoglobules of leaf chloroplasts of two cultivars of *Capsicum annuum*. — Cytobios, 1976, vol. 15, N 58—59, p. 139—147. — *Sundqvist C.*, *Björn L. O.*, *Virgin H. I.* Factors in chloroplast differentiation. — In: Chloroplasts. Berlin: Springer—Verlag, 1980, p. 201—224. — *Taylor A. O.*, *Craig A. S.* Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. — Plant Physiol., 1971, vol. 47, N 5, p. 719—725. — *Thomson W. W.*, *Platt K.* Plastid ultrastructure in the barrel cactus, *Echinocactus acanthoides*. — New Phytol., 1973, vol. 72, N 4, p. 791—797. — *Valanne N.*, *Aro E. M.*, *Rintamäki E.* Leaf and chloroplast structure of two aquatic *Ranunculus* species. — Aquat. Bot., 1982, vol. 12, N 1, p. 13—22. — *Whatley J. M.* Plastid development in the primary leaf of *Phaseolus vulgaris*: variations between different types of cells. — New Phytol., 1979, vol. 82, N 1, p. 1—10. — *Williams E.* Fine structure of vascular and epidermal plastids of the mature maize leaf. — Protoplasma, 1974, vol. 79, N 3—4, p. 395—400.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VIII 1984.

SUMMARY

The succulent leaves of *Peganum harmala* and *Peperomia obtusifolia* differentiated to the position of the chlorenchyma and water-storage tissue are subjects of comparative investigation of plastid structure. It is shown that the plastid number and size, plastidome volume, and grane size are specific features for the cell types and are almost independent of the distribution of tissues in the leaf. These data suggest that the endogenous factors which regulate cells differentiation, influence plastid distribution and structure stronger than the ecological ones.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.04 : 612.22 : 581.45

В. Е. Шаркова, О. А. Семихатова, А. Е. Васильев

РОЛЬ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ГАЗООБМЕНЕ ЛИСТЬЕВ ПРИ ПОВРЕЖДАЮЩЕЙ КЛЕТКИ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

V. E. SHARKOVA, O. A. SEMIKHATOVA, A. E. VASSILYEV. THE ROLE OF PHENOLICS IN LEAF GASE EXCHANGE UNDER CELL DAMAGING HIGH TEMPERATURE

Показано, что у *Myosotis palustris* и *Ranunculus acris* в условиях высокой температуры вместо падения дыхания во времени наблюдается резкое усиление поглощения кислорода, одновременно сильно снижается содержание фенольных соединений. Это происходит на фоне глубокого нарушения структуры клеток. Следовательно, интенсификация газообмена не является нормальным процессом дыхания.

Существуют растения, у которых температурная зависимость дыхания отличается от «классической», описанной для проростков гороха в начале века (Kuijper, 1910; Fernandes, 1923) и позднее — для листьев ряда видов растений (Goodman, Wedding, 1956; Семихатова, Денько, 1960). Вместо неуклонного снижения интенсивности дыхания при увеличении длительности воздействия высокой температуры у таких растений происходит резкое увеличение скорости поглощения кислорода. Оно длится 1—2 ч, затем сменяется падением. При этом значительно усилившееся под действием высокой температуры поглощение кислорода не сопровождается выделением эквивалентного количества углекислого газа: наблюдается резкое уменьшение величины дыхательного коэффициента во времени. Было высказано мнение, что при повреждении клеток под действием высокой температуры у таких растений начинается окисление ряда веществ, не являющихся дыхательным материалом, и что с этим окислением связано дополнительное поглощение кислорода. Наблюдаемое при этом интенсивное побурение листьев таких растений позволило предположить, что экстрапоглощение кислорода связано с окислением фенольных соединений (Семихатова, 1968), так как потемнение различных растительных объектов обычно вызывается окислением именно этих веществ (Mason, 1955).

Чтобы проверить высказанное предположение, на листьях двух видов растений, характеризующихся наличием экстрапоглощения кислорода и относящихся к разным семействам, мы изучали изменения в количестве и химической структуре разных групп фенольных соединений на фоне усиления интенсивности газообмена под действием высокой температуры; было также проведено свето- и электронно-микроскопическое изучение структуры клеток. Целью настоящей статьи является сопоставление вызванных высокой температурой изменений газообмена с состоянием структуры клеток и степенью окисления фенольных соединений.

Методика исследования

В опытах использовали листья многолетних травянистых растений *Myosotis palustris* и *Ranunculus acris*. Для измерения интенсивности дыхания и микроскопических исследований брали растения, выросшие в естественных условиях на территории Ботанического сада АН СССР в Ленинграде; определение содержания фенольных веществ проводили зимой на растениях, которые были пересажены в оранжерею.

Интенсивность дыхания определяли прямым методом Варбурга, который позволил проследить динамику изменения скорости как поглощения кислорода, так и выделения углекислого газа при температурах 25, 47, 48 и 49 °C в течение 2—3 ч. Исследования структуры клеток и количественного содержания фенольных веществ проводили после воздействия температуры 48°. Для микроскопического и биохимического исследования листья в стеклянном приемнике помещали в термостатированную ванну аппарата Варбурга и на параллельной меньшей пробе одновременно регистрировали газообмен, прослеживая динамику поглощения кислорода при заданной температуре. Для исследования содержания фенольных соединений пробу отбирали в момент максимального поглощения кислорода — через 60 мин после начала опыта, и когда скорость поглощения кислорода уже снижалась примерно до уровня, наблюдавшегося при 25°, — через 150 мин после начала опыта. Пробы для исследования структуры клеток отбирали после 30 мин экспозиции при 48°, т. е. в начале подъема скорости поглощения кислорода, и при полном развитии экстрапоглощения O_2. Контролем для микроскопических и биохимических исследований служили листья, не подвергавшиеся воздействию высокой температуры.

Для светооптического исследования кусочки листьев (0.6×0.4 см) инфильтрировали водой, обсушивали фильтровальной бумагой, помещали в силиконовое масло с ПП 1.533 (Александров, 1962) и просматривали под микроскопом, наблюдая движение протоплазмы в эпидермальных клетках и состояние хлоропластов в клетках мезофилла. Для электронно-микроскопического исследования материал фиксировали 3 %-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4) при комнатной температуре в течение 5 ч; постфиксация — 1 %-ным раствором OsO_4, заливка в аралдит-эпон. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе Хитачи-600.

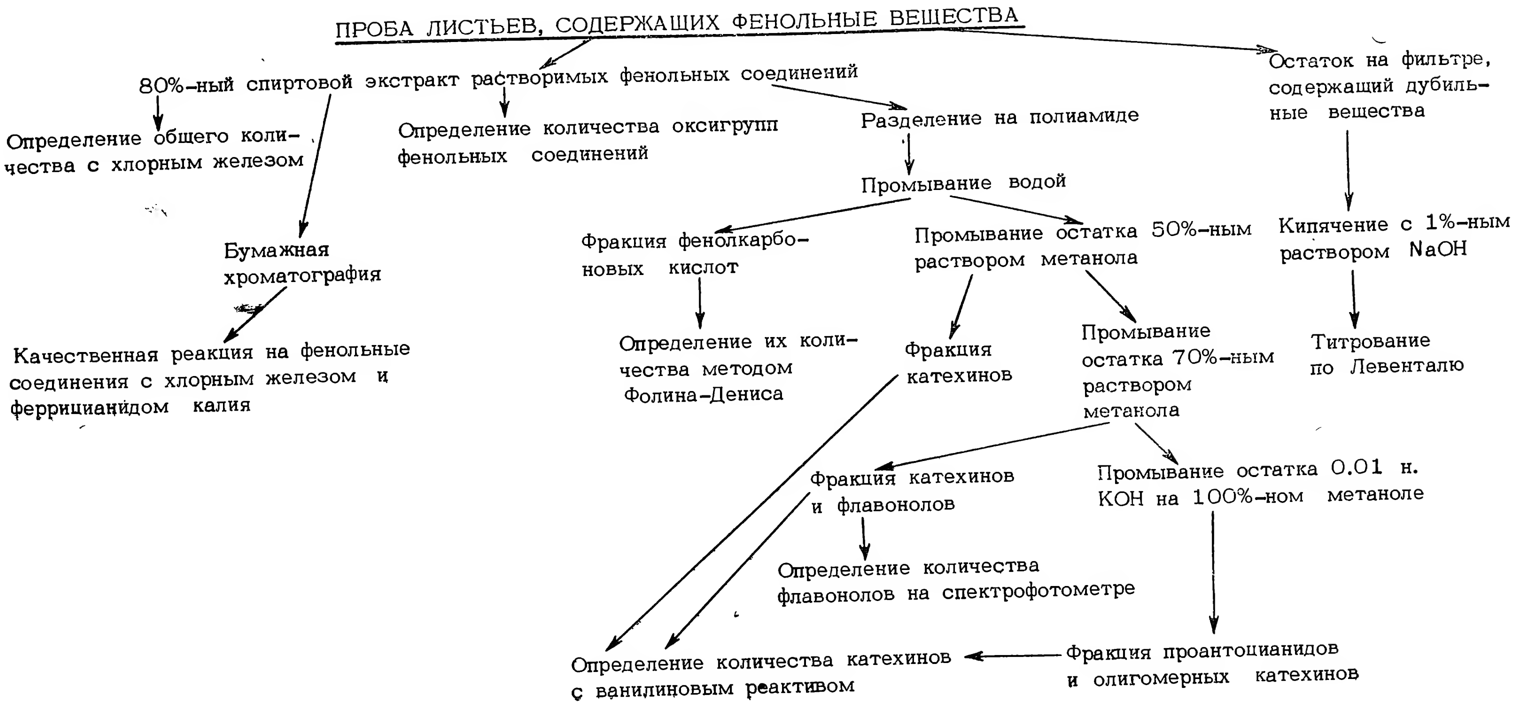
При анализе фенольных соединений использовали методики, разработанные и модифицированные Г. Б. Самородовой-Бианки (1972) и Самородовой-Бианки и С. А. Стрельциной (1979). Для получения спиртового экстракта фенольных соединений навеску листьев (2—3 г) в 96 %-ном этаноле помещали на кипящую водяную баню на 3—4 мин, затем многократно растирали и промывали до полной экстракции растворимых фенольных соединений. Экстракт концентрировали под вакуумом при 60—70 °C с добавлением 200—250 мг метабисульфита натрия. Пигменты удаляли многократной экстракцией петролейным эфиром, остатки которого удаляли легким подогревом. Очищенный экстракт фильтровали и доводили до объема 15—20 мл 80 %-ным этанолом. Полученную вытяжку использовали для выявления общего количества фенольных соединений, хроматографии фенольных веществ, определения степени их окисленности, для разделения этих веществ на полиамиде на группы (см. схему).

Общее количество фенольных соединений определяли, прибавляя к 1 мл спиртового экстракта 2 мл 1 %-ного раствора хлорного железа на 96 %-ном этаноле; оптическую плотность полученного окрашенного раствора измеряли спектрофотометрически при λ=440 нм. Расчет производили по калибровочной кривой, построенной по хлорогеновой кислоте.

Для хроматографического исследования фенольных веществ использовали бумагу № 110 Ленинградской фабрики № 2. Растворители: 1) н.-бутанол—уксусная кислота—вода (БУВ) (10 : 3 : 7); 2) уксусная кислота, 2 %. Хроматограммы опрыскивали раствором хлорного железа (1 %) и феррицианида калия (1 %) на 80 %-ном метаноле (Зейкель, 1961).

О степени окисленности фенольных соединений судили по количеству оксигрупп. Для определения оксигрупп в орто-положении к 0.2—0.5 мл анализируемого спиртового экстракта добавляли 1 мл 0.1 н. калийфосфатного буфера с pH 8.08 и 0.4 мл железотартратного реактива. Объем доводили водой до 5 мл и через 3 мин измеряли интенсивность окраски на спектрофотометре при λ=720 нм. Контроль — смесь без железотартратного реактива. Определение количества рядовых оксигрупп проводили так же, но при pH 6.24. Для расчета использовали калибровочные графики, построенные по пирокатехину — при pH 8.08, по галловой кислоте и пирокатехину — при pH 6.24.

Схема фракционирования фенольных соединений


ПРОБА ЛИСТЬЕВ, СОДЕРЖАЩИХ ФЕНОЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА
80%-ный спиртовой экстракт растворимых фенольных соединений
Остаток на фильтре, содержащий дубильные вещества
Определение общего количества с хлорным железом
Определение количества оксигрупп фенольных соединений
Разделение на полиамиде
Промывание водой
Бумажная хроматография
Фракция фенолкарбоновых кислот
Промывание остатка 50%-ным раствором метанола
Кипячение с 1%-ным раствором NaOH
Качественная реакция на фенольные соединения с хлорным железом и феррицианидом калия
Определение их количества методом Фолина-Дениса
Фракция катехинов
Промывание остатка 70%-ным раствором метанола
Титрование по Левенталю
Фракция катехинов и флавонолов
Промывание остатка 0.01 н. КОН на 100%-ном метаноле
Определение количества флавонолов на спектрофотометре
Определение количества катехинов с ванилиновым реактивом
Фракция проантоцианидов и олигомерных катехинов

Для разделения фенольных веществ на группы исходный спиртовой экстракт (1—4 мл) наносили на порошок полиамида, спирт удаляли легким нагреванием. Водную суспензию порошка промывали на воронке Шотта дистиллированной водой, получая в растворе фракцию фенолкарбоновых кислот. Затем полиамид промывали последовательно 50-, 70 %-ным растворами метанола и 0.01 н. KOH в 100 %-ном метаноле (последнюю фракцию немедленно нейтрализовали эквивалентным количеством 0.1 н. HCl).

Определение количества фенолкарбоновых кислот проводили методом Фолина—Дениса, измеряя оптическую плотность при λ=730 нм. Расчет проводили по калибровочной кривой, построенной по хлорогеновой кислоте.

Содержание катехинов определяли во фракциях 50 %-, 70 %-ного метанола и щелочной фракции с ванилиновым реактивом, измеряя оптическую плотность при λ=530 нм. Калибровочный график строили по *d*-катехину. Общее содержание катехинов вычисляли суммированием результатов по всем трем фракциям.

Количественное определение флавонолов проводили в той же фракции 70 %-ного метанола. Их содержание определяли на спектрофотометре при λ=360 нм. Расчет производили по калибровочному графику, построенному по кверцетину.

Содержание полимерных фенольных соединений определяли по методике, разработанной М. А. Бокучавой и В. Р. Поповым (1945).

Определение фенольных соединений проводили в лаборатории биохимии Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова под руководством Г. Б. Самородовой-Бианки, за что приносим ей искреннюю благодарность.

Результаты исследования

При температуре 25 °C интенсивность дыхания листьев в течение опыта (2.5—3 ч) была постоянной. При высоких температурах наблюдали отклонение от хода дыхания, описанного в литературе: снижению интенсивности поглощения кислорода в течение опыта предшествовало временное его значительное усиление (рис. 1, *A*, *Б*). Скорость увеличения интенсивности газообмена и ее максимальная величина варьировали в зависимости от температуры. Так, при 49° резкое увеличение скорости поглощения кислорода происходило с самого начала опыта. При 47 и 48° отмечен некоторый спад интенсивности поглощения кислорода и только после этого ход ее становился таким же, как при 49°. Несмотря на количественные различия, реакция обоих растений на высокую температуру очень сходна. При 47° у обоих растений усиление и спад интенсивности поглощения кислорода происходят медленно и плавно — пик низкий и широкий, при 48 и 49° пики узкие и высокие: за быстрым и резким усилением следует не менее резкий спад.

Ход выделения углекислоты при высокой температуре отличался от хода поглощения кислорода. Если при 25° у обоих растений интенсивность выделения углекислоты была в течение всего опыта примерно равна интенсивности поглощения кислорода (дыхательный коэффициент у *Myosotis palustris* — 0.97±0.08, у *Ranunculus acris* — 0.97±0.05), то при высоких температурах наблюдалось несоответствие объемов поглощения и выделения газов — дыхательный коэффициент снижался до 0.4—0.5.

Визуальные наблюдения показали, что усиление поглощения кислорода под действием высокой температуры сопровождалось интенсивным побурением листьев и потерей ими воды. Интересно отметить, что такой же всплеск газообмена происходит, по данным E. Steinmann (1950), при добавлении к гомогенату листьев катехола или диоксифенилаланина.

Проведенное нами микроскопическое изучение показало, что побурение содержимого клеток листьев начинается на ранних стадиях действия высокой температуры и происходит неодновременно у разных листьев. Движение цитоплазмы в клетках эпидермы, определяемое по перемещению сферосом и хорошо выраженное у контрольных листьев, прекращалось до начала усиления поглощения кислорода, когда еще можно было различить тяжи цитоплазмы. В период усиления поглощения кислорода тяжи исчезали, устьица раскрывались, затем цитоплазма клеток эпидермы и замыкающих клеток устьиц коагулировала.

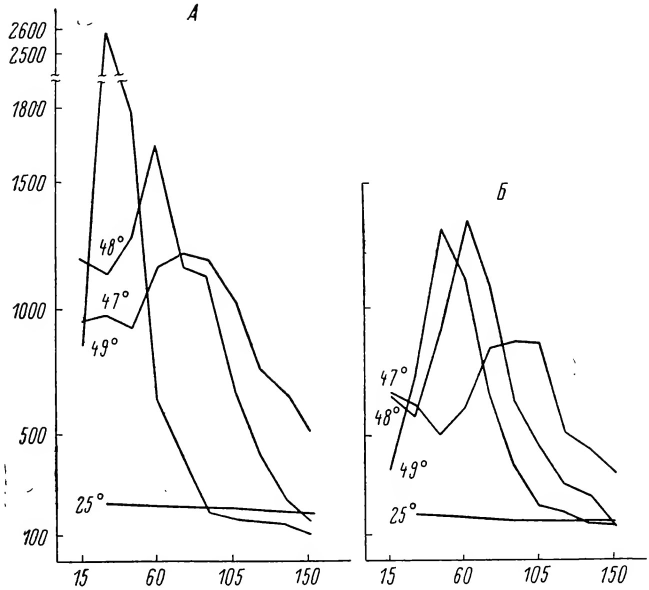


Рис. 1. Динамика интенсивности поглощения кислорода листьями *Ranunculus acris* (*А*) и *Myosotis palustris* (*Б*) при различной температуре.

По оси абсцисс — время, мин; *по оси ординат* — мкл O_2/г·ч.

Вскоре после начала действия высокой температуры хлоропласты в клетках мезофилла теряли способность реагировать на свет, позже — при более длительном нагреве — происходила их деформация, в некоторых клетках отмечено слипание.

Электронная микроскопия дала возможность более детально описать структуру неповрежденных клеток и представить картину разрушений этой структуры под воздействием высокой температуры. Так, в не подвергавшихся температурному воздействию клетках контрольных листьев у обоих исследованных видов все органеллы находятся в пристенном слое цитоплазмы, наибольший объем которого занимают хлоропласты; между ними, в местах стыков, находятся митохондрии и пероксисомы. Хлоропласты имеют форму плоско-выпуклых линз, тилакоиды расположены упорядоченно, параллельно плоской стороне пластид. Митохондрии у обоих видов округлой формы, имеют короткие, немногочисленные кристы, приуроченные к периферии органелл (табл. I, *а*; II, *а* — см. вклейки). Эндоплазматический ретикулум представлен цистернами.

Исследование клеток листьев, прогретых в течение разного времени при 48°, показало следующее. Разные ткани листа различаются по устойчивости к нагреву: клетки губчатой паренхимы повреждаются меньше, чем столбчатой, клетки нижней эпидермы — меньше, чем верхней. Это хорошо заметно у *R. acris*. При более длительном прогреве у большинства клеток в пределах одной ткани видно сильное повреждение всего содержимого; вместе с тем еще остаются некоторые клетки с уцелевшими пограничными мембранами и менее измененными органеллами (в основном — хлоропластами). Такая дифференциация по степени повреждения особенно выражена между клетками флоэмной паренхимы (*M. palustris*).

Среди органелл наиболее сильные структурные изменения претерпевают митохондрии. Уже при кратковременном (30 мин) прогреве у обоих видов растений они набухают (размер увеличивается у *M. palustris* в 1.5, у *R. acris* — в 2 раза), их матрикс просветляется, значительно уменьшается площадь, занимаемая кристами, форма органелл из правильной овальной становится неправильной, контур — волнистым (табл. I, *б*; II, *б*). В постенном слое цитоплазмы появляются вакуоли размером с набухшую митохондрию. Полисомы распадаются на моносомы, в ядре происходит дегрануляция ядрышка, в некоторых хлоропластах наблюдается деформация тилакоидной системы (прежде всего гран). Сходные изменения хлоропластов, митохондрий и ядрышка

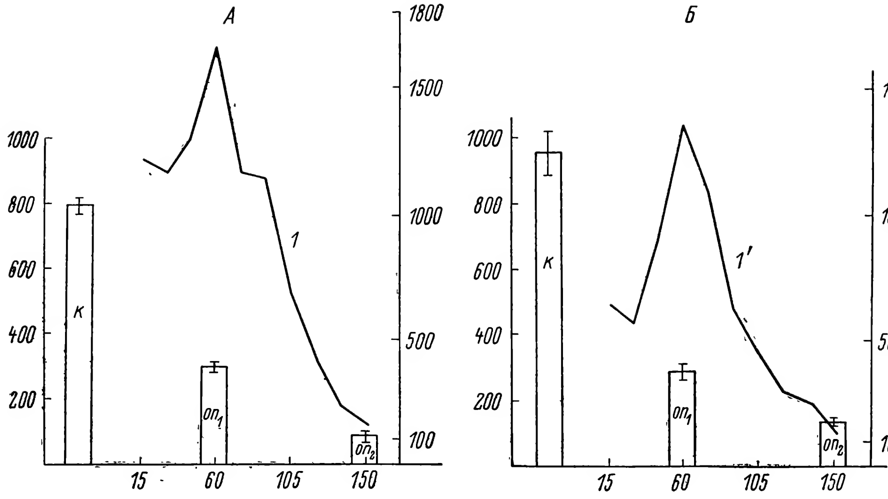


Рис. 2. Изменение суммарного количества фенольных соединений во время и после экстрапоглощения кислорода листьями *Ranunculus acris* (*А*) и *Myosotis palustris* (*Б*) при повреждающей клетки температуре (48°).

Кривые 1 и 1′ — динамика поглощения O_2, *столбики* — количество фенольных соединений: *к* — у контрольных, *оп* — у опытных листьев. *По оси абсцисс* — мин., *на левой оси ординат* — мг на 100 г сырой массы, *на правой* — мкл O_2/г·ч. оп$_1$ — через 60 мин при 48°, оп$_2$ — через 150 мин.

отмечали при действии повышенных температур и другие авторы (Lomagin, 1978; Fransolet e. a., 1979; Guern, Genevés, 1979; Schnepf, Schmitt, 1981, и др.).

При более длительном нагреве, т. е. в период уже развившегося экстрапоглощения кислорода, нарушения структуры в большинстве клеток листьев у обоих видов растений становятся катастрофическими: тонопласт разрушен, видны только остатки хлоропластов (у *M. palustris* — иногда ядра); нет ни митохондрий, ни пероксисом, на месте гиалоплазмы остаются только осмиофильные хлопья (табл. I, *г*; II, *в*). В небольшом числе клеток степень повреждения значительно меньшая и происшедшие изменения структуры сходны с уже описанными для клеток после более короткой экспозиции при высокой температуре (табл. I, *в*). Некоторые клетки по степени повреждения занимают промежуточное положение. Таким образом, нарушение дыхательной системы происходит на ранних этапах воздействия примененной температуры (48°) — до начала подъема интенсивности поглощения кислорода.

Анализ содержания фенольных соединений в листьях контрольных и прогретых листьев показал следующее. Содержание в листьях непрогретых растений фенольных соединений, растворимых в 80 %-ном этаноле, у *R. acris* составляет 800±40, у *M. palustris* — несколько больше — 950±110 мг на 100 г сырой массы. В то же время экстрапоглощение кислорода листьями *R. acris* значительно больше. Следовательно, между общим содержанием фенольных веществ и объемом поглощенного кислорода после повреждения клеток нагревом корреляции нет. Но степень окисленности фенольных соединений у *M. palustris* выше, чем у *R. acris*: фенольные вещества у *M. palustris* содержат в 2 раза больше оксигрупп, чем у *R.acris* (4900±400 и 2000±200 мкг на 100 г сырой массы листьев).

Под действием высокой температуры происходит значительное уменьшение суммарного количества фенольных соединений в листьях обоих видов растений (рис. 2, *А*, *Б*), пропорционально этому снижается и количество оксигрупп. Разделение фенольных веществ на полиамиде выявило, что одновременно резко падает содержание фенолкарбоновых кислот, а также уменьшается содержание катехинов и флавонолов. Из рис. 3, *А*—*В* видно, что скорость падения содержания этих веществ (катехинов и флавонолов) различна, что, по-видимому, обусловлено разным начальным содержанием и строением их индивидуальных компонентов.

Экстракт фенольных веществ из листьев, не подвергавшихся действию высокой температуры, разделяется при помощи бумажной хроматографии у *R. acris* на 11 компонентов (рис. 4, *А*, *1*), у *M. palustris* — на 12 (рис. 4, *Б*, *3*). После

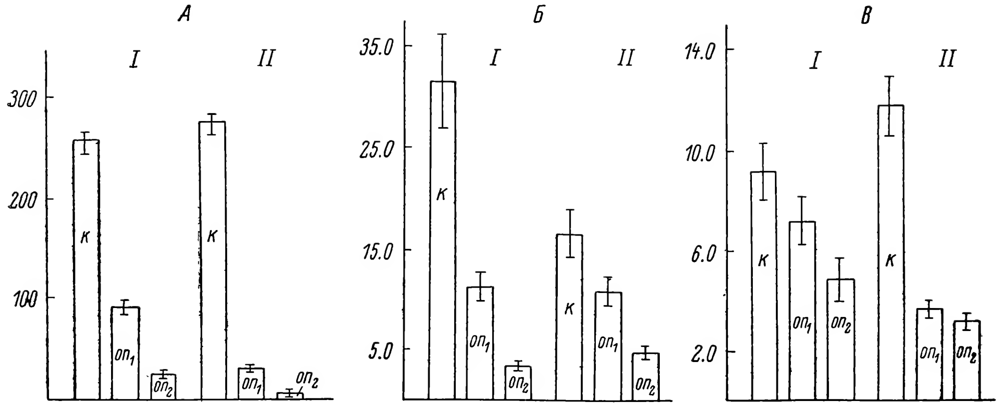


Рис. 3. Изменение количества фенолкарбоновых кислот (*А*), катехинов (*Б*) и флавонолов (*В*) в листьях *Ranunculus acris* (*I*) и *Myosotis palustris* (*II*) при воздействии повреждающей температуры различной длительности.

длительного воздействия высокой температуры (150 мин) фенольные вещества перестают разделяться и образуют на хроматограмме одно продолговатое пятно (рис. 4, *А*, *2*; *Б*, *4*). Буроватое в видимом свете, оно дает синее окрашивание с хлорным железом и феррицианидом натрия, что означает сохранение содержащимися в пятне веществами бензольных ядер. При разделении веществ на полиамиде мы обнаруживали отдельные группы соединений, следовательно, после прогрева находящиеся в листьях фенольные вещества сохраняют хотя бы часть функциональных групп, по которым идет их идентификация. Количество высокополимерных дубильных веществ в листьях остается практически постоянным у *R. acris* и незначительно снижается у *M. palustris* (рис. 5).

Обсуждение результатов

Проведенное исследование подтвердило исходное предположение о том, что экстрапоглощение кислорода листьями изученных растений связано с глубоким повреждением клеток и обусловлено окислением веществ фенольной природы, не являющихся нормальным дыхательным материалом. Действительно, световая и электронная микроскопия показали, что значительные структурные изменения дыхательного аппарата — митохондрий — происходят еще до начала подъема интенсивности поглощения кислорода: митохондрии сильно набухают, теряют обычную округлую форму, относительная протяженность крист в них уменьшается. Значительное экстрапоглощение кислорода наблюдается, когда под влиянием высокой температуры большинство клеток уже глубоко повреждено и их протоплазма коагулирована. Это позволяет заключить, что экстрапоглощение кислорода не представляет собой процесса нормального дыхания. Резкое изменение соотношения количества поглощенного кислорода и выделенной углекислоты — падение дыхательного коэффициента до 0.4—0.5 — подтверждает сделанное заключение.

Исследование фенольных соединений в подвергнутых воздействию высокой температуры листьях, во-первых, показало, что суммарная фракция этих веществ при хроматографическом анализе перестает разделяться. Это свидетельствует о конденсации фенольных соединений, которая происходит, как известно, вследствие их частичного окисления. Как указывал М. Н. Запрометов (1964), некоторые фенольные вещества способны при нагревании к быстрому окислению и последующей конденсации соответствующих хиноновых форм. Во-вторых, вместе с усилением поглощения кислорода происходит уменьшение содержания разных групп растворимых фенольных соединений, причем количество наиболее восстановленных фенольных веществ и наиболее лабильных (катехинов и фенолкарбоновых кислот) уменьшается особенно сильно (у *R. acris*). Таким образом, под влиянием воздействующей на лист высокой темпера-

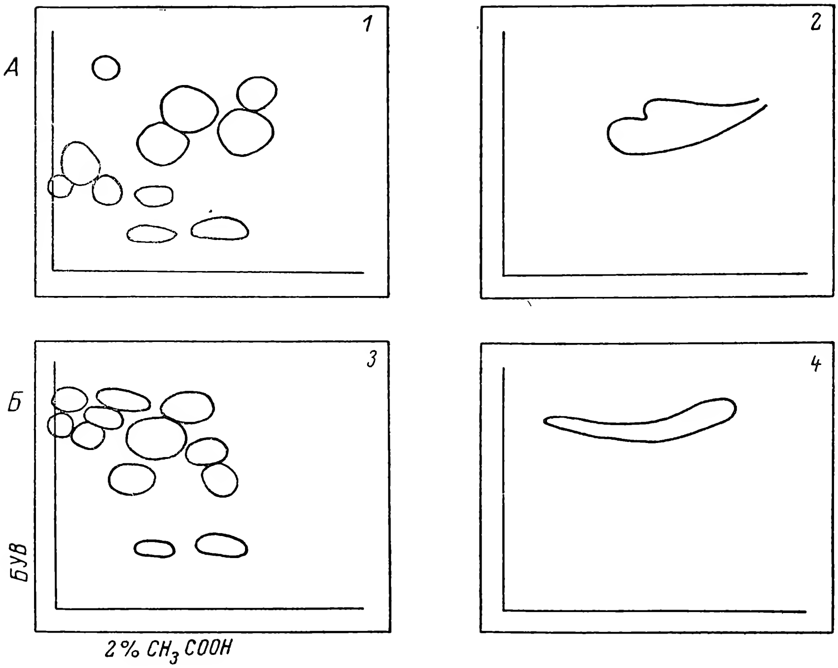


Рис. 4. Хроматограммы фенольных веществ до (*1*, *3*) и после (*2*, *4*) действия высокой температуры на листья *Ranunculus acris* (*А*) и *Myosotis palustris* (*Б*).

туры происходит окисление веществ фенольной природы, и экстрапоглощение кислорода, очевидно, связано именно с ним. Однако участие в окислительных процессах каких-то еще веществ (например, аминокислот) не исключено.

Запаздывание во времени и более слабая выраженность экстравыделения углекислоты по сравнению с поглощением кислорода, по-видимому, свидетельствуют о том, что этот процесс развивается на базе уже происшедших окислений. Возможно, что экстравыделение углекислоты связано с разрушением и окислением углерода бензольных ядер веществ фенольной природы.

Проведенное исследование не дает ответа на вопрос, почему нарушение внутренней структуры клеток у исследованных растений связано с окислением фенольных соединений. Старт этим окислениям мог быть дан и соприкосновением содержащихся в вакуолях фенольных веществ с соответствующими окислительными ферментами вследствие нарушения тонопласта, и (или) активацией этих ферментов, в частности фенолоксидазы, которая, как известно, активируется под влиянием многих повреждающих мембраны воздействий. Чтобы выяснить, какая из этих возможностей имела место в условиях наших опытов, нужны дальнейшие исследования. Результаты настоящей работы доказывают, что характерное для листьев ряда растений резкое усиление газообмена в условиях высокой температуры происходит при далеко зашедших нарушениях клеточных структур и не может считаться поэтому процессом нормального дыхания клеток.

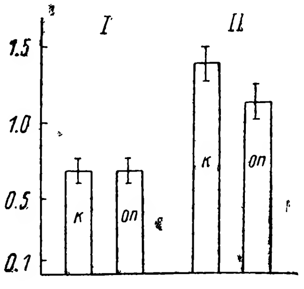


Рис. 5. Количество дубильных веществ (мг на 100 г сырой массы) в листьях *Ranunculus acris* (*I*) и *Myosotis palustris* (II) после 150-минутного прогрева при 48°.

Обозначения те же, что на рис. 3.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Применение сред, улучшающих микроскопическое изображение при прижизненном изучении растительных клеток. — Цитология, 1962, т. 4, № 1, с. 84—88. — *Бокучава М. А., Попов В. Р.* Нерастворимая форма чайного таннина. — Биохимия, 1945, т. 10, вып. 3, с. 234—242. — *Запрометов М. Н.* Биохимия катехинов. — М.: Наука, 1964. 215 с. — *Зейкель М. К.* Выделение и идентификация фенольных соединений в биологических материалах. — В кн.: Биохимия фенольных соединений, гл. II. М.: Мир, 1961, с. 34—66. — *Самородова-Бианки Г. Б.* Методы изучения некоторых биологически активных веществ плодов яблони. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1972, т. 48, вып. 1, с. 195—202. — *Самородова-Бианки Г. Б., Стрельцина С. А.* Исследование биологически активных веществ плодов. Методические указания. Л.: ВАСХНИЛ, ВИР, 1979. 48 с. — *Семихатова О. А.* Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 8, с. 1069—1084. — *Семихатова О. А., Денько Е. И.* О воздействии температуры на дыхание листьев растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4, 1960, вып. 14, с. 112—137. — *Семихатова О. А., Денько Е. И., Леина Г. Д.* Дыхательный коэффициент и превращение дыхательного материала в условиях различной температуры. — Тр. Бот. ин-та, сер. 4, 1963, вып. 16, с. 178—193. — *Fernandes D. S.* Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum.* — Rec. Trav. Bot. Neerland., 1923, vol. 20, p. 107—256. — *Fransolet S., Deltour R., Bronchart R., Van de Valle C.* Changes in ultrastructure and transcription induced by elevated temperature in *Zea mays* embryonic root cells. — Planta, 1979, vol. 146, N 1, p. 7—18. — *Goodman V. H., Wedding R. T.* The influence of temperature on the respiration of cotton leaf-discs. — Plant Physiol., 1956, vol. 31, N 4, p. 275—278. — *Guern N., Genevés L.* Altérations ultrastructurales réversibles des mitochondries dans tissus de Topinambour (*Helianthus tuberosus*) en culture, soumis temporairement à une température super-optimale (53 °C). — C. R. Acad. Sci. Paris, 1979, D, t. 289, N 13, p. 965—968. — *Kuijper J.* Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. — Rec. Trav. Bot. Neerland., 1910, vol. 7, p. 131—240. — *Lomagin A. G.* Repair of functional and ultrastructural alteration after thermal injury of *Physarum polycephalum.* — Planta, 1978, vol. 142, p. 123—134. — *Mason H. S.* Comparative biochemistry of the phenolase complex. — Adv. Enzymol., 1955, vol. 16, p. 105—184. — *Schnepf E., Schmitt U.* Destruction and reconstitution of dictyosome in the chrysophycean flagellate, *Poterioochromonas malhamensis*, after heat-shock, and other heat-shock effects. — Protoplasma, 1981, vol. 106, № 3—4, p. 261—271. — *Steinmann E.* Über die Oxydationsvorgänge im lebenden und getrockneten Kleeblatt. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1950, Bd 69, S. 433—466.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IV 1984.

УДК 582.998 (571.6)

Бот. журн., т. 70, № 5

Д. Д. Басаргин

ТАКСОНОМИЯ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

D. D. BASARGIN. TAXONOMY OF THE TWO SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) FROM THE KAMCHATKIAN DISTRICT

Приводятся результаты таксономического изучения фенетической дифференциации двух видов Камчатки и Командорских островов — *Saussurea nuda* и *S. pseudo-tilesii* (сем. *Asteraceae*). Обсуждаются данные о гибридных растениях *S. nuda*×*pseudo-tilesii*. По показателям относительных частот 16 признаков внутривидовой изменчивости растений построена общая фенограмма четырех популяций. Сравнительно-хроматографическое изучение флавоноидов, содержащихся в надземных органах растений, позволило выявить межвидовые различия у исследуемых растений по химическим признакам.

В ряде работ С. Ю. Липшиц (1954, 1961, 1962, 1979) рассматривает таксономические признаки симпатрических видов *S. nuda* Ledeb. (секция *Depressae* Clarke) и *S. pseudo-tilesii* Lipsch. (секция *Saussurea*). Ареал камчатско-командорского эндемичного вида *S. pseudo-tilesii* строго ограничен территорией п-ова Камчатка и Командорских островов (Липшиц, 1962; Воробьев, 1981). Таким образом, данный вид представлен двумя изолированными островными популяциями, так как сам п-ов Камчатка является фактически флористическим островом. Первоначальные этапы изоляции рассматриваемых популяций исторически относятся к периоду разрушения некогда существовавшего берингийского моста. В связи с длительной пространственной изоляцией возникло своеобразие фенетических черт исследуемых популяций эндемика *S. pseudo-tilesii*. Популяции развивались независимо друг от друга, и, следовательно, каждая из них имеет собственную эволюцию. Процессы микроэволюции популяций на современном этапе развития продолжают формировать генетическую обособленность их, т. е. внутривидовая дифференциация имеет два самостоятельных направления.

Распространение полиморфного вида *S. nuda* охватывает о. Сахалин, Курильские острова, Камчатку, Командорские и Алеутские острова, Аляску (Hultén, 1968; Ворошилов, 1982). Ареал данного вида характеризуется значительной дизъюнкцией, связанной с естественными «разрывами» континентов в северной и северо-западной частях Тихого океана.

Симпатрия *S. nuda* и *S. pseudo-tilesii* в высшей степени проявляется на о. Беринга, где растения обоих видов нередко произрастают совместно, т. е. в отдельных биотопах островного биоценоза имеют общую эконишу. В полосе контакта популяций наблюдается появление гибридных растений *S. nuda*× *pseudo-tilesii*, о чем первым сообщил Липшиц (1962). В целом же экологическая дифференциация видов очевидна, хотя она на Командорских островах выражена не резко. Растения *S. pseudo-tilesii* характеризуются более ксероморфными чертами, поселяются на участках с пониженной влажностью. Растения *S. nuda*, наоборот, тяготеют преимущественно к экотопам с повышенной влажностью (речные межгорные долины, моховые болота, переувлажненные луга).

На Командорских островах находится своеобразный географический узел в эволюционном развитии популяций рассматриваемых видов, у которых сходство некоторых признаков производит впечатление их конвергенции. Интерпретацию данного факта, возможно, лучше предложить в рамках известного закона Н. И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости. На примере взаимоотношений командорских популяций *S. nuda* и *S. pseudo-tilesii* сталкиваемся с задачей таксономической идентификации отдельных групп растений на видовом уровне. При решении такой задачи дополнительные затруднения создают процессы спонтанной гибридизации видов.

Специальные исследования таксономической дифференциации видов рода *Saussurea* Камчатской обл. ранее не проводили, поэтому с целью конкретного выяснения некоторых таксономических особенностей исследуемых видов и их гибридов мы провели изучение фенетической изменчивости их популяций. В качестве дополнительных фактических данных использованы результаты сравнительно-хроматографического изучения флавоноидных соединений, содержащихся в надземных органах растений.

Материалы и методика

Во время полевых экспедиционных исследований в Камчатской обл. (Елизовский и Алеутский районы) в 1981—1982 гг. автор данной работы при участии сотрудников Томского политехнического института В. С. Архипова и Г. Г. Криницына собрали гербарный материал по *S. nuda* и *S. pseudo-tilesii* и их гибридам. Для хемотаксономического анализа содержания флавоноидных соединений собраны образцы надземных частей растений в фазе цветения. В исследованиях in situ решали 4 задачи: 1) поиск «удобных» фенов-дискриминантов, 2) изучение экологической изменчивости растений, 3) сравнение изолированных популяций, 4) наблюдения за клинальной изменчивостью растений. При фенетическом анализе популяций рассматривали следующую совокупность дискретных признаков растений: 1 — корневая система разветвлена, стержневой корень при этом слабо выражен; 2 — корневая система не разветвлена, развита структура стержневого корня; 3 — базальная часть стебля окрашена в фиолетовый или темно-фиолетовый цвет (окраска обусловлена наличием антоцианов); 4 — базальная часть стебля не окрашена в фиолетовый цвет, стебель светло-зеленый; 5 — край листовой пластинки пильчато-зубчатый, зубцы расположены часто; 6 — край листовой пластинки имеет редкие зубцы, часто с мозолевидным образованием или отдельные зубцы в виде сегментов значительно выдаются; 7 — нижняя сторона листовой пластинки голая или имеет слабое опушение; 8 — нижняя сторона листовой пластинки имеет густое беловойлочное опушение; 9 — листочки корзиночной обертки не окрашены в фиолетовый цвет или окрашены очень слабо; 10 — листочки корзиночной обертки значительно окрашены в фиолетовый или темно-фиолетовый цвет; 11 — листочки обертки укорочены; 12 — листочки обертки удлиненные; 13 — цветоложе пленчатое; 14 — цветоложе голое; 15 — цветоложе имеет редкие пленки; 16 — семянка с выдающейся коронкой; 17 — семянка с невыдающейся коронкой.

Перечисленные выше признаки соответствующим цифровым кодом в тексте обозначаются символом Ch_i (от лат. character), индекс i — порядковый номер признака. Отдельно анализировали один из важнейших количественных признаков — число семянок в корзинке. Объем N выборок составляет 30—80. Исходными данными для анализа популяций являются частоты «морф» — носителей того или иного фенетического признака. Под морфами следует понимать аллели, генотипы, фенотипы, градации количественных признаков.

Хемотаксономическое изучение проводили с помощью сравнительной бумажной и тонкослойной хроматографии флавоноидных соединений. Анализировали экстракты надземных органов (листья, цветки, а также вместе листья и цветки, точнее верхушечные части стеблей) растений. Высушенный и размельченный растительный материал (навески 5—10 г) предварительно обрабатывали последовательно петролейным эфиром и хлороформом для удаления основной массы хлорофилла, терпеноидов и липидов. Сумму флавоноидов экстрагировали 80 %-ным этанолом при комнатной температуре в течение 10 сут. Экстракт упаривали в вакуумно-ротационном испарителе (при 55 °C) до получения густого остатка, который растворяли в 5 мл 80 %-ного этилового спирта. Для одномерной восходящей хроматографии флавоноидных соединений использовали бумагу «Filtrak» № 16, а также пластины 5×15 см «Silufol» производства фирмы «Кавальер» (ЧССР). Для разделения смеси соединений на бумажных хроматограммах использовали систему растворителей н.-бутанол—ледяная уксусная кислота—вода БУВ (3 : 1 : 1 и 4 : 1 : 5 — верхняя фаза) в течение 4—5 сут. При использовании пластин «Silufol» применяли для агликонов системы БУВ (4 : 1 : 5 — верхняя фаза), бензол—уксусная кислота (5 : 2), бензол—метанол (8 : 2). Для гликозидов применена система бензол—метанол—ацетон (8 : 2 : 10), рекомендованная как наиболее эффективная (Георгиевский, 1982). Экстракты подвергали гидролизу 10 %-ной серной кислотой в течение 4—5 ч. Флавоноиды из гидролизата извлекали диэтиловым эфиром, после отгонки которого сухой остаток растворяли в 5 мл этанола, затем продолжали хроматографирование. В качестве реактива для индикации пятен соединений по цветным реакциям на хроматограммах использовали 25 %-ный водный раствор основного уксуснокислого свинца. Данный реактив применяют для обнаружения флавонов и флавонолов (Hörhammer e. a., 1964; Запрометов, 1974), при этом флавоны в УФ свете дают желтую окраску, флавонолы — красную или оранжево-красную. Для ориентировочной идентификации флавоноловых гликозидов применяли в качестве «свидетеля» рутин, для флавоноловых агликонов — кверцетин. По показателям величины R_f пятен судили о хроматографическом поведении флавоноидных компонентов. По интенсивности окраски пятен на хроматограммах сравнивали относительное количественное содержание флавоноидных соединений в исследуемых объектах.

Обсуждение результатов

В современной биологии общепризнанной является концепция, согласно которой элементарной единицей изменчивости, отбора и эволюции является не особь и даже не группа особей, а популяция в генетическом понимании (Тахтаджян, 1970; Васильев, 1982; Новоженов, 1982; Яблоков, 1982). Иными словами, географически изменяются в пределах видового ареала не особи вида, а состав и структура популяционных систем. Не фены подвергаются географической изменчивости, а популяции с разным набором фенов и специфической, присущей им частотой последних. Таким образом, изменяются не признаки, а частота встречаемости соответствующих фенотипов в популяции. Фенетическими можно считать все работы, в которых исследователь оперирует частотами дискретных признаков, а фен рассматривается как наследственный (обычно альтернативный, простой) признак, отражающий особенности данного генотипа (Яблоков, 1982). Любая географическая изменчивость (и клинальная) является изменчивостью отдельных популяций потому, что каждая популяция выступает как хорогенетическая единица эволюционного процесса (Новоженов, 1982). Следовательно, началом любого таксономического исследования является фенетическое изучение популяционной (внутривидовой) изменчивости организмов.

Изменчивость растений *S. pseudo-tilesii* в наибольшей степени связана с вертикальной поясностью. На Камчатке растения этого вида являются заметными компонентами долинных лугов и горно-лесных фитоценозов, достигая гольцового пояса, где их фенотипы отличаются низкорослостью (нанизм). Высокогорные (альпийские) растения известны под названием *S. pseudo-tilesii* var. *alpicola* (Kom.) Lipsch. (Липшиц, 1961, 1962). Высота этих растений варьирует в пределах 5—10 см. Долинные растения достигают 100 см выс. и в отличие от альпийских характеризуются гораздо более значительным диапазоном вариабельности размеров листьев (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Варианты линейных параметров нижних и средних стеблевых листьев долинных растений камчатской популяции *Saussurea pseudo-tilesii*

№ п. п.	I	II	III	IV
1	30.0	18.0	7.0	1 : 2
2	22.0	15.0	8.0	1 : 2
3	29.0	21.5	7.0	1 : 3
4	30.0	19.5	6.5	1 : 3
5	30.0	16.5	5.5	1 : 3
6	21.0	15.5	5.5	1 : 3
7	26.0	14.5	4.5	1 : 3
8	28.5	22.5	6.5	1 : 3.4
9	36.0	18.5	5.5	1 : 3.4
10	23.5	14.5	4.0	1 : 3.6
11	32.0	19.5	5.0	1 : 4
12	22.5	13.0	3.0	1 : 4
13	22.5	18.0	4.0	1 : 4.5
14	33.0	19.0	3.5	1 : 5
15	29.0	19.0	3.0	1 : 6
16	31.0	21.5	3.0	1 : 7
17	35.0	21.5	2.5	1 : 8
$v—v_1$	$\frac{21—36}{16}$	$\frac{13—22.5}{10.5}$	$\frac{2.5—8}{5.6}$	1 : 2—2 : 8

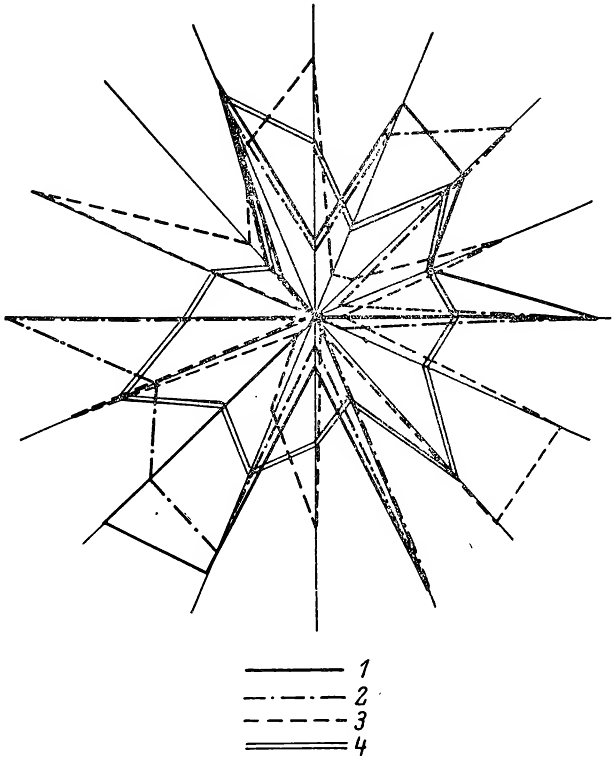
Примечание. I — общая длина листа, II — длина листовой пластинки, III — ширина листовой пластинки, IV — соотношения III : II, $v—v_1$ — пределы варьирования, измерения с точностью до 0.5 см. Варианты из случайной выборки N=300.

По показателям значений $v—v_1$ долинные растения Камчатки превосходят альпийские формы, у которых отсутствуют соотношения 1 : 4, 1 : 5, 1 : 6, 1 : 7 и 1 : 8. Растения командорской популяции (о. Беринга) отличаются от камчатских фенотипов в основном соответствующими доминирующими соотношениями

1 : 2 — 1 : 3 ← · · ·

→ 1 : 3 — 1 : 4 · · ·

Соотношения 1 : 2 — 1 : 3 ← (знак ← показывает направление доминирования данного признака) характерны для командорской популяции, → 1 : 3— 1 : 4 — для камчатской. Модальным соотношением для обеих популяций *S. pseudo-tilesii* является 1 : 3.



Общая фенограмма по 16 признакам четырех популяций камчатско-командорских представителей рода *Saussurea.*

1, 2 — *S. pseudo-tilesii* (*1* — Камчатка, *2* — о. Беринга); *3* — *S. nuda* (о. Беринга); *4* — *S. nuda*×*pseudo-tilesii* (о. Беринга).

Гибридизация видов *S. nuda* и *S. pseudo-tilesii* на о. Беринга носит не спорадический, а достаточно устойчивый характер, но тем не менее этот процесс какими-то факторами жестко ограничивается, так как численный уровень гибридной популяции относительно невысок, при этом сама численность гибридных растений значительно варьирует.

S. nuda и *S. pseudo-tilesii* распознавали по следующей схеме

	A	*a*
B	*AB*	*aB*
b	*Ab*	*ab*

A — цветоложе пленчатое, *a* — цветоложе голое, *B* — лист опушен, *b* — лист голый, *AB* — *S. pseudo-tilesii*, *ab* — *S. nuda*, *Ab*, *aB* — *S. nuda*×*pseudo-tilesii.*

Носители фена *Ab* численно преобладают в гибридной популяции. В целях наглядного сравнения и различения исследуемых популяций этих растений была изучена их изменчивость по признакам Ch_1—Ch_{17}. Для этого были определены частоты встречаемости в популяциях носителей соответствующего фена Ch_i. Среди фенов $Ch_{6,\ 7,\ 8,\ 13,\ 14}$, обладающих наибольшей значимостью, важнейшими являются Ch_{13} и Ch_{14}. В составе гибридной популяции носители фенов Ch_{13} и Ch_{14} распределены примерно поровну. На приводимом выше рисунке изображена общая для четырех популяций схема фенограммы по значениям частот Ch_{1-16}. Видно, что фенограммы изучаемых объектов имеют несовпадения по лучам (радиусам $P=1$). Фенограмма *S. nuda* выходит из «рамок» *S. pseudo-tilesii* в совокупности $Ch_{1,\ 4,\ 7,\ 9,\ 12,\ 14}$. Приведенная схема отражает особенность «гибридной» фенограммы, которая ни в одном направлении (по радиусам) не выходит из рамок видов.

Числа семянок в корзинках представляют ряды $v_{\min}$—$v_{\max}$: 1) 13—51 (*S. nuda*, о. Беринга), 2) 14—31 (*S. pseudo-tilesii*, о. Беринга), 3) 15—31 (*S. pseudo-tilesii*, Камчатка), 4) 15—28 (*S. nuda*×*pseudo-tilesii*, о. Беринга). По данным частот чисел семянок в корзинках найдены показатели популяционной изменчивости (меры разнообразия) с помощью формулы Л. А. Животовского (1982)

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \ldots + \sqrt{p_m})^2 = \left(\sum_{i=1}^{m} \sqrt{p_i} \right)^2,$$

где μ — показатель популяционного разнообразия, p — относительная частота признака. Для вычисления статистической (выборочной) ошибки S_μ применена приближенная формула

$$S_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu (m - \mu)}{N}},$$

где N — объем выборки. Показатель μ, оценивающий внутрипопуляционное разнообразие, называют средним числом морф в популяции. Наряду со средним числом морф определяли показатель h — долю редких морф

$$h = 1 - \mu/m, \qquad S_h = \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}}.$$

Согласно Животовскому (1982), показатель h дает новую в сравнении с μ информацию о характере внутрипопуляционного разнообразия. Показатель μ дает оценку степени разнообразия популяции, а показатель h оценивает структуру этого разнообразия (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Популяционная изменчивость камчатско-командорских видов рода *Saussurea* по числу семянок в корзинках

Популяция	Географический район	$\mu \pm S_\mu$	$h \pm S_h$
S. pseudo-tilesii	Камчатка	14.9 ±0.71	0.12 ±0.04
	О. Беринга	14.7 ±0.79	0.18 ±0.04
S. nuda	То же	25.3 ±0.89	0.06 ±0.03
S. nuda×*pseudo-tilesii*	» »	11.7 ±0.80	0.10 ±0.06

Табличные данные показывают, что изменчивость популяции *S. nuda* по изучаемому признаку на порядок выше, что согласуется с представлением о высокой степени полиморфизма вида (Липшиц, 1962).

В химическом отношении виды рода *Saussurea* пока слабо изучены. Примерно из 115—120 видов рода флоры СССР детальному химическому анализу не подвергался ни один вид. Имеются лишь отдельные фрагментарные сведения о химическом составе растений некоторых видов. У ряда видов рода *Saussurea* Сибири обнаружены горькие, дубильные вещества, кумарины, флавоноиды (Постников, 1974).

В соцветиях 11 видов рода *Saussurea* Сибири установлено наличие флавоновых веществ, но большое их содержание выявлено у немногих видов (Постников, 1974). Мало также сведений о полезных свойствах этих растений. Изучаемый нами вид *S. pseudo-tilesii* относится к числу растений, обладающих значительной антипротозойной активностью (Вичканова и др., 1969).

Результаты сравнительной хроматографии флавоноидов, содержащихся в надземных органах растений *S. nuda* и *S. pseudo-tilesii*, показали, что этот класс соединений представлен у данных видов в основном флавонами, флавонолами, а также антоцианами. Как в качественном, так и в количественном отношениях флавоны и флавонолы являются самыми распространенными в мире растений (Карабанов, 1981). У представителей рода *Saussurea* флавоноиды локализованы преимущественно в соцветиях и в листьях верхней части стебля. Флавоноидный состав листьев очень изменчив. Это зависит от топографии листьев, их возраста, физиологического состояния и экологических факторов.

Нижние стеблевые листья, как правило, гораздо беднее по содержанию флавоноидов по сравнению с верхушечными (молодыми) листьями.

Результаты хроматографирования гликозидной фракции флавоноидов на бумаге и в тонком слое приведены в табл. 3, ниже даны комментарии некоторых табличных данных.

ТАБЛИЦА 3

Сравнительно-хроматографическая характеристика относительного содержания флавоноидов в надземных органах камчатско-командорских видов рода *Saussurea* в разных вариантах хроматографирования

A

Образец	*K*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
S. p.	сл	+++	+	++	—	+	+	+
S. n.	сл	—	+	++	+	+	+	+
R_f	0.25	0.35	0.50	0.55	0.82	0.89		

B

Образец	*K*								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
S. p.	+	++	+	+	++	—	+	+	+
S. n.	—	—	+	+	—	+	+	+	+
R_f	0.25	0.33	0.51	0.65	0.75	0.83			

C

Образец	*K*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S. p.	+	+++	—	+	++	—	+	+	+	+
S. n.	сл	—	+	—	+	+	+	+	+	+

D

1

Образец	*K*		
	1	2	3
S. p.	+	+++	+
S. p.	+	++	+
S. n.	—	—	—

2

Образец	*K*		
	1	2	3
S. p.	+	+++	+
S. p.	+	++	+
S. n.	—	—	—

3

Образец	*K*		
	1	2	3
S. p.	+++	+	+
S. p.	++	+	+
S. n.	—	+	+

Примечание. A (листья), B (цветки), C (листья, цветки) — средние результаты бумажной и $D_{1,\ 2,\ 3}$ (листья, цветки — нижняя половина хроматограмм) тонкослойной хроматографии. Системы БУВ: A (3 : 1 : 1), B (3 : 1 : 1), C (4 : 1 : 5), D_1 (4 : 1 : 5), D_2 (3 : 1 : 1) и D_3 — бензол—метанол—ацетон (8 : 2 : 10). *K* — порядковый номер компонентов (в направлении от стартовой линии). *S. p.* — *Saussurea pseudo-tilesii*; *S. n.* — *S. nuda*; +, ++, +++ — интенсивность окраски пятен по относительной 3-балльной шкале; сл. — слабое свечение пятен.

A. Многократная повторность сравнительного хроматографирования показала, что на хроматограммах обнаруживаются 7 или 8 пятен, чаще — 7, среди которых K_2 и K_3 оранжевого, K_7 голубого, а остальные желтого цвета. По-видимому, K_4 состоит из двух соединений, так как в общих очертаниях просматриваются два пятна, в значительной мере накладывающихся друг на друга. Самой существенной чертой является то, что в листьях *S. pseudo-tilesii* (Камчатка, Командорские острова) содержится K_2, отсутствующий у *S. nuda*. По интенсивности окраски и по величине площади пятна компонент K_2 на хроматограммах данной серии является наиболее выделяющимся. Этот флавоноловый гликозид соответствует по окраске и значению R_f рутину и выделяется по интенсивности свечения среди остальных компонентов на всех полученных хроматограммах.

B. На хроматограммах данной серии компонент K_9 голубого цвета, а K_2 по окраске и значению R_f соответствует рутину.

C. Результаты исследования в данной экспериментальной части также показали четкое хроматографическое различие видов по компоненту K_2.

D. На тонкослойных хроматограммах компоненты K_2 ($D_{1,\,2}$) и K_1 (D_3) по цветной реакции и значениям $R_f \approx 0.20$—0.21 соответствуют рутину.

Тонкослойная хроматография подтвердила результаты бумажной хроматографии в том, что межвидовые различия обнаруживаются прежде всего по главному компоненту, соответствующему рутину, который отсутствует у *S. nuda*. На бумажных хроматограммах также удалось заметить, что первое (от линии старта) агликоновое пятно (экстракты листьев *S. pseudo-tilesii*) по цветной реакции и значениям $R_f \approx 0.19$—0.21 соответствует кверцетину. Данный компонент не выявлен у *S. nuda*. Результаты сравнительной хроматографии показали более высокое содержание флавоноидов у *S. pseudo-tilesii*. В частности, установлено относительно высокое содержание антоцианов в цветках растений этого вида. Изучение популяционной изменчивости химического признака у *S. pseudo-tilesii* показало, что растения камчатской популяции по сравнению с командорской отличаются относительно повышенным содержанием флавоноидных соединений при постоянстве их качественного состава.

Хроматографирование флавоноидов, содержащихся в гибридных растениях, дало разные, в сущности противоречивые результаты, однозначная интерпретация которых пока затруднительна. Это понятно, так как наследование химических признаков у гибридов носит сложный характер, поэтому в методическом аспекте оно требует специального исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 15—24. — *Вичканова С. А., Рубинчик М. А., Шретер А. И.* Антимикробная активность видов рода *Saussurea* DC. — Растит. ресурсы, 1969, т. 5, вып. 2, с. 224—229. — *Воробьев Д. П.* Род Соссюрея — *Saussurea* DC. — В кн.: Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981, с. 270—271. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Георгиевский В. П.* Применение величин hR_f и hR_{st} для идентификации флавоноидов и антрахинонов. — Растит. ресурсы, 1982, т. 18, вып. 3, с. 427—434. — *Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 38—44. — *Запрометов М. Н.* Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. 212 с. — *Карабанов И. А.* Флавоноиды в мире растений. Минск: Ураджай, 1981. 80 с. — *Липшиц С. Ю.* Заметки о *Saussurea* DC. — Бот. материалы (Ленинград), 1954, т. 16, с. 439—460. — *Липшиц С. Ю.* К познанию рода *Saussurea* DC. флоры СССР. — Бот. материалы (Ленинград), 1961, т. 21, с. 369—381. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. — В кн.: Флора СССР. Т. 27. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Новоженов Ю. И.* Географическая изменчивость и популяционная структура вида. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 78—90. — *Постников Б. А.* Фитохимическое изучение сибирских видов рода *Saussurea* DC. — В кн.: Комплексное изучение полезных растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 157—161. — *Тахтаджян А. Л.* Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. — Бот. журн. 1970, т. 55, № 3, с. 331—345. — *Яблоков А. В.* Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 3—14. — *Hörhammer L., Wagner H., Hein K.* Kieselgel-Dünnschichtchromatographie von Flavonoiden. — J. Chromatog., 1964, vol. 13, p. 235—237. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. A manual of the vascular plants. Stanford: Univ. Press: California, 1968. 1008 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 24 VI 1983.

УДК 582.736.(571.1) Бот. журн., т. 70, № 5

О. Д. Никифорова

СИСТЕМА РОДА *VICIA* (*FABACEAE*) В СИБИРИ

O. D. NIKIFOROVA. THE SYSTEM OF THE GENUS *VICIA* (*FABACEAE*) IN SIBERIA

Приведена система рода *Vicia* в Сибири. В составе подрода *Vicilla* описаны 5 новых подсекций, 9 новых рядов, один новый для науки вид (*V. popovii*). Сделаны две номенклатурные комбинации: один подвид возведен в ранг вида (*V. olchonensis*) и подсекция *Sylvaticae* повышена до ранга секции.

До недавнего времени система рода *Vicia* L., изложенная Б. А. Федченко (1948) во «Флоре СССР», была наиболее детально разработанной. За последние годы накопились новые данные по морфологии и кариологии вик (Mettin, 1961; Činčura, 1962, 1970; Mettin, Hanelt, 1968, 1973; Gunn, 1970; Veerasethakul, Lassetter, 1981, и др.), которые привели к необходимости пересмотреть систему рода в свете этих данных (Станкевич, 1970, 1982; Раджи, 1971; Kupicha, 1976; Цвелев, 1980).

Наиболее обоснованную систему рода предложила F. Kupicha (1976). Система основана на морфологических и анатомических признаках рода, учтено около 140 видов. Род *Vicia* автор разделяет на 22 секции, 8 из которых выделены впервые. Kupicha изучила 12 сибирских видов, но их секционная принадлежность установлена ею не вполне обоснованно.

Детальное таксономическое исследование сибирских вик не проводилось, а имеющиеся разрозненные данные в упомянутых работах не всегда однозначны. В связи с этим было предпринято изучение видового состава вик Сибири. Были изучены гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Центрального сибирского ботанического сада (NS) и в Гербарии им. П. Н. Крылова (TK). Проведены наблюдения за растениями в природе, собран материал для морфологического и кариологического изучения во время экспедиционных работ 1981—1982 гг. на Алтае, в Туве, Иркутской и Читинской областях и Бурятии. Это позволило разрешить спорные вопросы таксономии некоторых видов и уточнить положение их в системе рода. Ниже изложен вариант системы рода, включающий все сибирские виды.

Gen. *Vicia* L.

Subgen 1. *Vicilla* (Schur) Rouy, 1899, in Rouy et Fouc., Fl. Fr. 5 : 229. [1]

Sect. 1. *Oroboidea* Stankev. 1970, Тр. прикл. бот. ген. сел. 43, 2 : 123. — *Vicia* grex *Vicilla* (Schur) Aschers. et Graebn. 1909, Syn. Mitteleur. Fl. 6, 2 : 916. — *Vicia* sect. *Crocea* Radzhi, 1971, Новости сист. высш. раст. 7 : 230. — *Vicia* sect. *Vicilla* (Schur) Aschers. et Graebn. ex Kupicha, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34, 3 : 307, p. p.

Листья из 1—5 (6) пар листочков, заканчиваются шипиком, реже — усиком. Листочки 40—90 мм дл., 10—30 (40) мм шир., яйцевидные, продолговато-яйцевидные, редко линейные, обычно с вытянутой верхушкой. Прилистники более 1 см дл., полулунные или яйцевидные, обычно зубчатые. Кисть 5—15-цветковая. Цветки фиолетово-лиловые, желтые или оранжевые. Флаг 12—14 мм дл., равен по длине лодочке. Столбик сжат со спинки, равномерно опушен короткими волосками; n=6. Крупные хромосомы являются субметацентрическими или метацентрическими, самые маленькие хромосомные пары — субакроцентрические.

Тип: *V. pisiformis* L.

Секция *Oroboidea* принимается нами в объеме, данном А. К. Станкевич (1970). В пределах секции мы выделяем три подсекции: *Pisiformes* Radzhi, *Crocea* Radzhi, *Asiaticae* Nikiforova. Для всех видов секции (кроме *V. crocea* (Desf.) Fritsch с 2n=10) характерно n=6. Станкевич (1970) считает, что кавказский вид *V. crocea* является викарирующим по отношению к *V. baicalensis* (Turcz.) B. Fedtsch. и *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim. Однако разное основное число хромосом, возможно, указывает на весьма отдаленное родство между *V. crocea* и остальными членами секции *Oroboidea*. Большинство видов этой секции принадлежит к подсекции *Asiaticae*, которая имеет наибольшее видовое разнообразие в Восточной Азии: Дальний Восток, Китай, Япония. Вероятно, это одна из наиболее древних секций рода.

---

[1] Характеристика подродов и синонимика изложены в работе Н. Н. Цвелева (1980).

Н. Н. Цвелев предложил *V. sylvatica* L. выделить в отдельную подсекцию *Sylvaticae* Tzvel. секции *Oroboidea*. По нашему мнению, данный вид следует выделить в самостоятельную секцию *Sylvaticae* (Tzvel.) Nikiforova, так как он имеет специфическое строение кариотипа (n=7), бахромчатые прилистники и резко отличную окраску цветка от других видов, что доказывает особое положение вида в системе рода.

Subsect. Asiaticae Nikiforova subsect. nov. — Sect. *Cracca* ser. *Venosae* B. Fedtsch. 1948, Фл. СССР, 13 : 424, descr. ross. — Folia 1—5-juga. Stipulae conformes. Flores 13—15 mm longi, pallide violacei vel lilacino-cyanei. Alae vexillo carinaeque aequales. Stylus filiformis, molliter pilosus.

Typus: *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.

Листья из 1—5 пар листочков. Прилистники одинаковой формы. Цветки 13—15 мм дл., бледно-фиолетовые или лилово-синие. Крылья равны флагу и лодочке. Столбик нитевидный, опушен мягкими волосками.

Тип: *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.

Ser. 1. Unijugae Nikiforova ser. nov. — Folia unijuga. Rachis aculeolo terminata. Bracteae deciduae. Vexilli lamina ungue conspicue latior. Caules erecti, numerosi.

Typus: *V. unijuga* A. Br.

Листья из 1 пары листочков. Ось листа заканчивается шипиком. Прицветники опадающие. Пластинка флага заметно шире ноготка. Стебли прямостоячие, многочисленные.

Тип: *V. unijuga* A. Br.

Виды: 1. *V. unijuga* A. Br. Вне Сибири: *V. ohwiana* Hosokawa, *V. bifolia* Nakai.

Ser. 2. Venosae Nikiforova ser. nov. — Folia 2—4-juga. Rachis aculeolo terminata. Bracteae caducae. Vexilli lamina ungui subaequilata. Caules erecti, numerosi.

Typus: *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.

Листья 2—4-парные. Ось листа заканчивается шипиком. Прицветники рано опадающие. Пластинка флага по ширине почти равна ноготку. Стебли прямостоячие, многочисленные.

Тип: *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.

Виды: 2. *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.; 3. *V. baicalensis* (Turcz.) B. Fedtsch. Вне Сибири: *V. ramuliflora* Ohwi, *V. subrotunda* (Maxim.) Czefr.

Ser. 3. Pseudorobus Nikiforova ser. nov. — Folia 3—5-juga, rachide cirrho ramoso vel simplici, interdum acumine longo terminata. Bracteae persistentes. Vexilli lamina ungue conspicue latior. Caules ascendentes, alligati.

Typus: *V. pseudorobus* Fisch. et Mey.

Листья 3—5-парные. Ось листа заканчивается ветвистым или простым усиком, иногда — длинным острием. Прицветники сохраняющиеся. Пластинка флага заметно шире ноготка. Стебли восходящие, цепляющиеся.

Тип: *V. pseudorobus* Fisch. et Mey.

Виды: 4. *V. pseudorobus* Fisch. et Mey. Вне Сибири: *V. nipponica* Matsum.

Sect. 2. *Cassubicae* Radzhi, 1971, Новости сист. высш. раст. 7 : 230.

Листья из 5—12 (15) пар листочков, заканчиваются простым или ветвистым усиком, реже — листочком. Листочки 15—30 мм дл., 3—12 мм шир., продолговато-эллиптические или линейные, закругленные на обоих концах. Прилистники, как правило, менее 1 см дл., обычно полустреловидные, с маленькими зубцами или без них. Кисть 5—15-цветковая. Цветки различной окраски: бледно-фиолетовые, лилово-фиолетовые, бледно-желтые, ярко-малиновые. Флаг 11—20 мм дл., равен или превышает на 1—3 мм длину лодочки. Столбик сжат со спинки, равномерно опушенный; n=6. Самые крупные хромосомы обычно субметацентрические и метацентрические, маленькие пары обычно субакроцентрики или акроцентрики.

Тип: *V. cassubica* L.

Subsect. 1. Sibiricae Nikiforova subsect. nov. — Folia 4—10-juga, cirrho, acumine vel foliolo impari terminata. Foliola 13—20 mm longa, 3—8 mm lata, oblongo-elliptica vel linearia, apice obtusa, nervis valde prominentibus, rigidiuscula. Flores 14—20 mm longi, violacei vel pallide flavi. Legumina oblonga vel oblongo-rhombea, 20—25 mm longa, 5—7 mm lata, 4—7-sperma. Plantae multicaules, plerumque crasse rhizomatosae.

Typus: *V. multicaulis* Ledeb.

Листья 4—10-парные, заканчиваются усиком, острием или непарным листочком. Листочки 13—20 мм дл., 3—8 мм шир., продолговато-эллиптические или линейные, на верхушке тупые, с резко выступающими жилками, жестковатые. Цветки 14—20 мм дл., фиолетовые или бледно-желтые. Бобы продолговатые или продолговато-ромбические, 20—25 мм дл., 5—7 мм шир., 4—7-семянные. Многостебельные растения, обычно с толстым корневищем.

Тип: *V. multicaulis* Ledeb.

Ser. 1. *Costatae* Radzhi, 1971, l. c. : 233.

Листья заканчиваются маловетвистым усиком. Кисти рыхлые, 5—10-цветковые. Цветки бледно-желтые, 10—15 (16) мм дл. Пластинка флага широкая, отогнута от лодочки под острым углом. Стебли прямостоячие, жесткие, грубые. Степные и пустынные растения.

Тип: *V. costata* Ledeb.

Виды: 5. *V. costata* Ledeb. Вне Сибири: *V. kokanica* Regel.

Ser. 2. Multicaules Nikiforova ser. nov. — Folia cirrho simplici, acumine vel foliolo impari terminata. Racemi laxi, 4—6-flori. Flores cyanei, violacei vel roseo-violacei, 17—22 mm longi. Vexille lamina ungue conspicue latior, a carina sub angulo recto oriunda. Caules numerosi, erecti, firmi, sed non rigidi. Plantae montanae silvistepposae.

Typus: *V. multicaulis* Ledeb.

Листья заканчиваются простым усиком, острием или непарным листочком. Кисти рыхлые, 4—6-цветковые. Цветки синие, фиолетовые или розово-фиолетовые, 17—22 мм дл. Пластинка флага значительно шире ноготка, отогнута от лодочки под прямым углом. Стебли многочисленные, прямостоячие, но не грубые. Горные лесостепные растения.

Тип: *V. multicaulis* Ledeb.

Виды: 6. *V. multicaulis* Ledeb.; 7. *V. macrantha* Jurtz.; 8. **V. olchonensis (Peschkova) Nikiforova comb. nov.** (*V. macrantha* subsp. *olchonensis* Peschkova, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 634); 9. *V. popovii* Nikiforova. Вне Сибири: *V. semenovii* (Regel et Herd.) B. Fedtsch.

V. popovii Nikiforova sp. nov. — *V. multicaulis* Ledeb. var. *linearifolia* M. Pop. 1957, Фл. Ср. Сиб. 1 : 359, descr. ross. — Rhizoma crassum, caulibus 20—50 cm altis, caespitem densum formantibus, costatis, rectis, numerosis. Folia 5—10-juga, cirrho plerumque simplici vel subramoso terminata. Foliola linearia, apice rotundata, acumine subulato, supra plerumque glabra, subtus pilosa, nervis valde prominentibus. Stipulae semisagittatae, laciniis integris, tenuibus, acutatis. Racemi 4—7-flori, laxi, ex axilla folii oriundi et eo longiores. Flores 17—20 mm longi, cyaneo-violacei. Vexilli lamina angusta, ungui aequilonga, vexillum alaeque carinam ad 2—3 mm superantes. Stylus a dorso compressus, regulariter breviter pilosus. Legumina 22—27 mm longa, 6—7 mm lata, basi angusta, late rostellata. Semina atro-brunnea, vix violacea. Hilum quintam partem peripheriae occupans.

Typus: Prov. Czita, pag. Alexandrovskij Zavod, steppa, 22 VI 1953, G. A. Peschkova, B. M. Chaptagaev (LE).

Affinitas. Speciebus *V. nervata* Sipl. et *V. multicaulis* Ledeb. affinis est, sed a priore racemo paucifloro (4—7, nec 6—15-floro), floribus majoribus, vexilli forma ac dimensionibus, stipulis laciniis tenuiter acutatis edenticulatis, forma ac dimensionibus leguminum, quantitate chromosomatum (2n=12, nec 2n=24), a posteriore vero stipulis edentatis, vexilli lamina ungui aequilonga et aequilata (nec stipulis dentatis, vexilli lamina ungue multo longiore et latiore) differt.

Корневище толстое, от него отходят многочисленные прямые, ребристые стебли 20—50 см выс., образующие густую куртинку. Листья 5—10-парные, обычно заканчиваются простым или слабоветвистым усиком. Листочки линейные, на верхушке закругленные, с шиловидным острием; верхняя сторона листочков обычно голая, нижняя опушенная, жилки резко выступающие. Прилистники полустреловидные, доли их цельные, тонкие, заостренные.

Кисти 4—7-цветковые, рыхлые, длиннее листа, из пазухи которого выходят. Цветки 17—20 мм дл., сине-фиолетовые. Пластинка флага узкая, по длине равна ноготку; крылья и флаг превышают лодочку на 2—3 мм. Столбик сжат со спинки, равномерно опушен короткими волосками. Бобы 22—27 мм дл., 6—7 мм шир., с узким основанием и широким носиком. Семена темно-коричневые с фиолетовым оттенком. Рубчик равен $^1/_5$ окружности семени.

Тип: Читинская обл., с. Александровский Завод, степь, 22 VI 1953, Г. А. Пешкова, Б. М. Хаптагаев (LE).

Родство. Близок к *V. nervata* Sipl. и *V. multicaulis* Ledeb., от первого вида отличается малоцветковой кистью (из 4—7, а не 6—15 цветков), более крупными цветками, формой и размером флага, прилистниками с тонко заостренными долями без зубцов, размерами бобов и их формой, количеством хромосом (2n=12, у *V. nervata* 2n=24), от второго — прилистниками без зубцов, пластинкой флага цветка, равной по длине и ширине ноготку (у *V. multicaulis* прилистники с зубцами, пластинка флага значительно шире и длиннее ноготка).

Ser. 3. Nervatae Nikiforova ser. nov. — Folia cirrho ramoso terminata. Racemi compacti, 10—15-flori. Flores lilacino-cyanei, 13—15 mm longi. Vexilli lamina ungui subaequilata, a carina haud reflexa. Caules pauci vel solitarii, alligati, debiles. Plantae silvestres.

Typus: *V. nervata* Sipl.

Листья заканчиваются ветвистым усиком. Кисти плотные, 10—15-цветковые. Цветки лилово-синие, 13—15 мм дл. Пластинка флага по ширине почти равна ноготку, не отогнута от лодочки. Стебли немногочисленные или одиночные, цепляющиеся, слабоустойчивые. Лесные растения.

Тип: *V. nervata* Sipl.

Виды: 10. *V. nervata* Sipl.

Subsect. 2. Japonicae Nikiforova subsect. nov. — Folia 5—7 (9)-juga, cirrho ramoso terminata. Foliola 20—35 mm longa, 8—12 mm lata, late lanceolata vel orbiculari-elliptica, compacta, coriacea, nervis subinconspicuis vel valde prominentibus. Flores 10—14 mm longi, lilacino-violacei vel pallide violacei. Legumina oblongo-rhombea, 15—25 mm longa, 4—7 mm lata, 4—5-sperma. Plantae unicaules, altae, inferne ramosae. Rhizoma tenue.

Typus: *V. japonica* A. Gray.

Листья 5-7 (9)-парные, заканчиваются ветвистым усиком. Листочки 20—35 мм дл., 8—12 мм шир., широколанцетные или округло-эллиптические, плотные, кожистые, с малозаметными или резко выступающими жилками. Цветки 10—14 мм дл., лилово-фиолетовые или бледно-фиолетовые. Бобы продолговато-ромбические, 15—25 мм дл., 4—7 мм шир., 4—5-семянные. Одностебельные, высокие, ветвистые в нижней части растения. Корневище тонкое.

Тип: *V. japonica* A. Gray.

Ser. 1. Japonicae Nikiforova ser. nov. — Stipulae 4—5 (6) mm longae, semisagittatae vel integrae, laciniis lanceolatis. Vexillum carinam subsuperans, lamina ab ungue sejuncta, eo conspicue latiore. Stylus filiformis.

Typus: *V. japonica* A. Gray.

Прилистники 4—5 (6) мм дл., полустреловидные или цельные, доли их ланцетные. Флаг незначительно превышает лодочку, пластинка флага отграничена от ноготка и заметно шире его. Столбик нитевидный.

Тип: *V. japonica* A. Gray.

Виды: 11. *V. japonica* A. Gray. Вне Сибири: *V. vaniotii* Lévl., *V. heterophylla* Worosch.

Ser. 2. Amoenae Nikiforova ser. nov. — Stipulae 10—15 mm longae, semilunares, grosse dentatae. Vexillum carina longius, lamina lata, in unguem angustum sensim abiens. Stylus filiformis.

Typus: *V. amoena* Fisch.

Прилистники 10—15 мм дл., полулунные, крупнозубчатые. Флаг длиннее лодочки, пластинка флага широкая, постепенно переходит в узкий ноготок. Столбик нитевидный.

Тип: *V. amoena* Fisch.

Виды: 12. *V. amoena* Fisch.

Ser. 3. Amurenses Nikiforova ser. nov. — Stipulae 5—10 mm longae, semilunares, denticulis aliquot praeditae. Vexillum carinae aequale, lamina ab ungue sejuncta, eo subaequilonga. Stylus conoideus.

Typus: *V. amurensis* Oett.

Прилистники 5—10 мм дл., полулунные с несколькими небольшими зубцами. Флаг равен лодочке, пластинка флага отграничена от ноготка, по длине почти равна ему. Столбик конусообразный.

Тип: *V. amurensis* Oett.

Виды: 13. *V. amurensis* Oett.

Subsect. 3. Megalotropis Nikiforova subsect. nov. — Folia 7—12-juga, cirrho ramoso terminata. Foliola 25—30 mm longa, 3—4 mm lata, tenera, nervis subinconspicuis. Flores 14—15 mm longi, intense rubei, siccitate fuscescentes. Legumina rhombea, 17—20 mm longa, 6—8 mm lata, 3—4-sperma. Caules solitarii, raro bini. Rhizoma tenue.

Typus: *V. megalotropis* Ledeb.

Листья 7—12-парные, заканчиваются ветвистым усиком. Листочки 25—30 мм дл., 3—4 мм шир., нежные, с едва заметными жилками. Цветки 14—15 мм дл., ярко-малиновые, буреющие при сушке. Бобы ромбические, 17—20 мм дл., 6—8 мм шир., 3—4-семянные. Стебли одиночные, редко их два. Корневище тонкое.

Тип: *V. megalotropis* Ledeb.

Виды: 14. *V. megalotropis* Ledeb.

Суждения о родственных связях *V. megalotropis* разноречивы. Кариотип *V. megalotropis* впервые изучен Станкевич (1970). Она необоснованно считала этот вид родственным *V. tenuifolia* Roth. Kupicha (1976) поместила *V. megalotropis* в секцию *Variegatae* Radzhi, виды которой имеют характерный столбик с бородчатым опушением. У *V. megalotropis* столбик не бородчатый, а равномерно опушенный. По строению кариотипа *V. megalotropis* не родствен видам секции *Variegatae*, для представителей которой характерно 2n=10. *V. megalotropis*, по данным Станкевич (1970) и нашим материалам, имеет 2n=12. Следовательно, по морфологическим признакам и строению кариотипа *V. megalotropis* должен быть выделен в монотипную подсекцию *Megalotropis* секции *Cassubicae*.

Subsect. 4. Burjaticae Nikiforova subsect. nov. — Folia 4—5-juga, cirrho simplici terminata. Foliola 12—17 mm longa, 5—7 mm lata, ovali-elliptica, nervis prominentibus. Flores 5—6 mm longi, lilacini vel roseo-violacei. Legumina late rhombea, 15—16 mm longa, 8—9 mm lata, 1—2-sperma. Plantae prostratae, ramosae, rhizomate funiformi.

Typus: *V. tsydenii* Malysch.

Листья 4—5-парные, заканчиваются простым усиком. Листочки 12—17 мм дл., 5—7 мм шир., овально-эллиптические, с выступающими жилками. Цветки 5—6 мм дл., лиловые или розово-фиолетовые. Бобы широкоромбические, 15—16 мм дл., 8—9 мм шир., 1—2-семянные. Стелющиеся, ветвистые растения со шнуровидным корневищем.

Тип: *V. tsydenii* Malysch.

Виды: 15. *V. tsydenii* Malysch.

Станкевич (1982) относит этот вид, исходя из наличия у него мелких цветков, к роду *Ervum* L., хотя, по данным Цвелева (1980), подрод *Ervum* (L.) Rouy включает только однолетние растения, у которых ось соцветия заканчивается стерженьком или острием, столбик цилиндрический, хромосомы мелкие, большей частью метацентрические (тип рода *E. tetraspermum* L. имеет 2n=14). *V. tsydenii* — многолетнее растение, ось соцветия заканчивается цветком в отличие от представителей рода *Ervum*, столбик нитевидный; хромосомы крупные, первые три пары субметацентрики и метацентрики, остальные субакроцентрики, 2n=12, т. е. он принадлежит по всем признакам к секции *Cassubicae* рода *Vicia*.

Кроме описываемых выше подсекций, к данной секции относится также подсекция *Cassubicae* Radzhi (тип *V. cassubica* L., 2n=12). К ней относятся европейские горные и лесные виды. Станкевич (1981) изучила группу европейских видов, родственных *V. cassubica*. Ссылаясь на данные И. Н. Свешниковой (1927) и F. Heitz (1932), она считает, что *V. cassubica* имеет 2n=14. Но ссылка на Свешникову не точна, а Heitz, возможно, ошибся в трактовке этого вида. Наиболее достоверны, по-видимому, определения F. Cinčura (1962), P. Hanelt и D. Mettin (1970), которые специально изучали кариотип *V. cassubica* различных популяций. По их данным, у *V. cassubica* 2n = 12.

Sect. 3. Sylvaticae (Tzvel.) Nikiforova comb. nov. — Sect. *Oroboidae* subsect. *Sylvaticae* Tzvel. 1980, Новости сист. высш. раст. 17 : 205.

Листья из 5—10 пар листочков, заканчиваются длинным ветвистым усиком. Листочки 10—20 мм дл., 4—7 (10) мм шир., продолговато-эллиптические. Прилистники полулунные, по краю бахромчатые или мелкозубчатые. Кисть из 8—15 цветков. Цветки белые, желтые, оранжевые. Флаг 12—30 (40) мм дл., равен лодочке. Столбик равномерно опушенный, сжат со спинки. Растения голые. 2n = 14. Пять пар хромосом являются субметацентрическими или субакроцентрическими, имеют почти одинаковые размеры. Самые маленькие пары метацентрические.

Тип: *V. sylvatica* L.

Виды: 16. *V. sylvatica* L. Вне Сибири: *V. menziesii* Spreng., *V. nigricans* Hook. et Arn., *V. gigantea* Hook.

По сходству кариотипа и морфологических признаков в секцию *Sylvaticae* следует включить новозеландский лесной вид *V. menziesii* и американские *V. nigricans* и *V. gigantea* (Lasseter, Gunn, 1979; Veerasethakul, Lasseter, 1981). Европейский вид *V. dumetorum* L. по кариотипу 2n = 14 (Hanelt, Mettin, 1970) и по форме флага соответствует секции *Sylvaticae*, но наличие бородчатого опушения на столбике дает основание для отнесения *V. dumetorum* к особой подсекции *Dentatae* Rodzhi секции *Sylvaticae*, а не к секциям *Oroboidea*, как предлагал Цвелев (1980), и *Variegatae*, как считала Раджи (1972).

Sect. 4. *Americanae* Kupicha, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 34, 3 : 313.

Листья из 3—6 (8) пар листочков, с простым или ветвистым усиком. Листочки 20—30 мм дл., 2—8 мм шир., линейные, ланцетно-линейные или овально-эллиптические. Прилистники некрупные, полустреловидные, с несколькими зубцами. Кисть из 2—7 крупных бледно-фиолетовых цветков. Флаг 22—25 мм дл., на 4—8 мм превышает лодочку, пластинки флага и крыльев широкие. Столбик сжат со спинки, густо опушен волосками. 2n = 14. Первая пара хромосом метацентрическая со вторичной перетяжкой у центромеры, VII пара — метацентрик.

Тип: *V. americana* Mühl.

Виды: 17. *V. geminiflora* Trautv. Вне Сибири: *V. americana* Mühl., *V. bungei* Ohwi.

V. geminiflora (эндемик Забайкалья) и *V. bungei* (маньчжурский вид) родственны американскому полиморфному виду *V. americana*. Ch. Gunn (1968) не признает видовой самостоятельности *V. bungei* и подчиняет его в качестве разновидности *V. americana*. Однако морфологические особенности и характер ареала дают нам основание признать его самостоятельным видом. Кариотипы *V. americana* (Gunn, 1968; Veerasethakul, Lassetter, 1981) и *V. geminiflora* (по нашим данным) имеют 2n = 14 и очень близки по морфологии хромосом.

S. Veerasethakul и J. Lassetter (1981) на основании строения кариотипа считают родственными *V. americana* еще несколько видов: *V. humilis* H. B. K., *V. hassei* Watson, *V. graminea* Smith. Следует учесть, что кариотипы исследованных ими видов (*V. humilis*, *V. hassei*, *V. graminea*) имеют две пары метацентрических хромосом со вторичной перетяжкой у центромеры, в то время как у представителей секции *Americanae* присутствует только одна такая пара, что не позволяет их объединить в одну секцию. Станкевич (1981) относит эти виды к роду *Ervum*. На наш взгляд, более права Kupicha (1976), которая выделила *V. graminea* в отдельную секцию *Australes* Kupicha, к этой же секции принадлежат, вероятно, *V. humilis* и *V. hassei*.

Sect. 5. *Volutae* Kupicha, 1976, l. c. : 314. — *Vicia* subgen. *Cracca* sect. *Cassubicae* subsect. *Pictae* Radzhi, 1971, l. c. : 231. — *Vicia* subgen. *Vicilla* sect. *Oroboidea* subsect. *Pictae* Radzhi: Цвелев, 1980, l. c. : 205.

Листья из 4—6 (8) пар листочков, заканчиваются ветвистым усиком. Листочки 20—30 мм дл., 2—4 (8) мм шир., линейно-ланцетные, с тонкими извилистыми жилками. Прилистники полустреловидные, на коротком черешочке.

Кисть из 10—12 фиолетовых цветков. Флаг 10—12 мм дл., превышает лодочку на 1—2 мм. Столбик сжат со спинки, равномерно опушенный. Двулетние растения. 2n =14. Самые крупные хромосомы субакроцентрические, две самые маленькие пары — метацентрики.

Тип: *V. biennis* L.

Виды: 18. *V. biennis* L.

Sect. 6. *Cracca* Dumort. 1827, Fl. Belg. : 103. — *Vicia* subgen. *Pseudervoidea* Rouy, 1899, Rouy et Fouc., Fl. Fr. 5 : 232.

Листья из 6—12 (15) пар листочков, заканчиваются ветвистым усиком. Листочки 13—30 мм дл., 1—6 (8) мм шир., линейно-ланцетные, продолговато-ланцетные или овально-эллиптические. Прилистники мелкие, полустреловидные или цельные, доли ланцетные, заостренные. Кисти из 15—30 (40) цветков, плотные или рыхлые. Цветки бледно-синие, ярко-фиолетовые, лилово-фиолетовые, 10—15 мм дл. Флаг и крылья превышают длину лодочки на 3—5 мм. Столбик с негустой бородкой волосков на верхушке, сжат с боков. 2n =12, 24, 14, 28.

Тип: *V. cracca* L.

Subsect. *Cracca* Radzhi, 1971, l. c. : 232.

Листья многопарные, с ветвистым усиком. Кисти плотные, многоцветковые, превышающие лист. Флаг гитаровидный.

Тип: *V. cracca* L.

Ser. 1. *Cracca* Radzhi, 1971, l. c. : 232.

Кисти плотные, многоцветковые, равны листьям или незначительно превышают их. Пластинка флага по длине и ширине равна ноготку. Прилистники полустреловидные. Створки бобов без внутренней паренхимы. Опушенные преимущественно луговые растения.

Тип: *V. cracca* L.

Виды: 19. *V. cracca* L. Вне Сибири: *V. oreophila* Žertová.

Ser. 2. *Tenuifoliae* Radzhi, 1971, l. c. : 233.

Кисти рыхлые, почти вдвое превышают лист. Пластинка флага значительно длиннее и шире ноготка. Прилистники полустреловидные. Створки бобов изнутри покрыты белой паренхимой. Опушенные горностепные растения.

Тип: *V. tenuifolia* Roth.

Виды: 20. *V. tenuifolia* Roth. Вне Сибири: *V. incana* Gouan, *V. elegans* Guss., *V. dalmatica* A. Kerner, *V. variabilis* Freyn.

Ser. 3. Lilacinae Nikiforova ser. nov. — Vexillii lamina ungui aequilonga et aequilata. Stipulae integerrimae, lanceolatae vel lanceolato-ellipticae. Racemi compacti, multiflori, folio breviores vel longiores. Leguminum valvae parenchymate interno carentes. Plantae silvestres, glabrae.

Typus: *V. lilacina* Ledeb.

Пластинка флага равна ноготку по длине и ширине. Прилистники цельные, ланцетные или ланцетно-эллиптические. Кисти плотные, многоцветковые, короче или длиннее листа. Створки бобов без внутренней паренхимы. Голые лесные растения.

Тип: *V. lilacina* Ledeb.

Виды: 21. *V. lilacina* Ledeb.

Subgen. 2. *Vicia*.

Sect. 7. *Sepium* (Buchenau) Radzhi, 1971, l. c. : 235.

Кисти пазушные, 4—6-цветковые. Листья 4—8-парные; усики ветвистые. Флаг превышает длину лодочки и крыльев. 2n =14. Шесть хромосомных пар субакроцентрики, самая маленькая VII пара — метацентрик.

Тип: *V. sepium* L.

Виды: 22. *V. sepium* L.

Таким образом, по нашему мнению, 22 сибирских вида рода *Vicia* принадлежат 6 секциям подрода *Vicilla* и одной секции подрода *Vicia*.

ЛИТЕРАТУРА

Раджи А. Д. Конспект системы кавказских видов рода *Vicia* L. — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 7, с. 228—240. — *Раджи А. Д.* К систематике рода *Vicia* L. — Нов. сист. высш. раст., 1972, т. 9, с. 215—223. — *Свешникова И. Н.* Кариологический очерк рода *Vicia* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1927, т. 17, вып. 3, с. 37—72. — *Станкевич А. К.* К уточнению систематики рода *Vicia* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1970, т. 43, вып. 2, с. 110—125. — *Станкевич А. К.* О *Vicia cassubica* L. (*Fabaceae*) и близких к ней видах. — Нов. сист. высш. раст., 1981, т. 18, с. 212—216. — *Станкевич А. К.* О систематическом положении некоторых секций рода *Vicia* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1982, т. 72, вып. 1, с. 21—27. — *Федченко Б. А.* Род *Vicia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 406—474. — *Цвелев Н. Н.* Система рода *Vicia* L. европейской части СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1980, т. 17, с. 200—208. — *Činčura F.* Poznamky k cytologii druhov rodu *Vicia* L. zo slovenskych nalzisk. II. — Acta F. R. N. Univ. Comen., 1962, vol. 7, p. 349—388. — *Činčura F.* Bemerkungen zur Zytotaxonomie einiger fremdländischer Arten der Gattung *Vicia* L. — Acta F. R. N. Univ. Comen., 1970, vol. 18, p. 17—35. — *Gunn Ch.* The *Vicia americana* complex (*Leguminosae*). — Jowa State J. Sci., 1968, vol. 42, N 3, p. 171—214. — *Gunn Ch.* A key and diagrams for the seeds of one hundred species of *Vicia* (*Leguminosae*). — Proc. Int. Seed. Test. Ass., 1970, vol. 35, N 3, p. 773 —790. — *Hanelt P., Mettin D.* Ueber die systematische Stellung temtepater und meridionaler Sippen der Gattung *Vicia* L. — Fed. Repert., 1970, Bd 81, S. 147—161. — *Heitz F.* Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia.* — Planta, 1932, vol. 15, p. 495—505. — *Kupicha F. K.* The infrageneric structure of *Vicia.* — Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1976, vol. 34, N 3, p. 287—326. — *Lasseter S., Gunn Ch. Vicia menziesii* Sprengel (*Fabaceae*) rediscovered: its taxonomic relationships. — Pacif. Sci., 1979, vol. 33, N 1, p. 85—101. — *Mettin D.* Chromosomenzahlen einiger bisher nicht intersuchter *Vicia*- Arten. — Kulturpf., 1961, vol. 9, p. 37—44. — *Mettin D., Hanelt P.* Bemerkungen zur karyologie und systematic einiger sippen der Gattung *Vicia L.* — Fed. Repert., 1968, Bd 77, N 1, S. 11—30. — *Mettin D., Hanelt P.* Über speziationsvorgänge in der Gattung *Vicia* L. — Kulturpfl., 1973, vol. 21, p. 25—54. — *Veerasethakul S., Lassetter J. S.* Karyotype relationships of native New World *Vicia* species (*Leguminosae*). — Rhodora, 1981, vol. 83, N 863, p. 595—606.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 VII 1983.

УДК (582.263+582.232.7) : 631.4 (47+57)

Бот. журн., т. 70, № 5

О. Я. Чаплыгина

О ДВУХ ВИДАХ РОДА *BRACTEACOCCUS* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*), ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ ПОЧВ СССР

O. Ya. CHAPLYGINA. ON TWO SPECIES OF THE GENUS *BRACTEACOCCUS* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*) FROM THE SOILS OF THE USSR

Изучали штаммы рода *Bracteacoccus*, выделенные из почв ряда районов СССР. Проведено детальное исследование их жизненных циклов, на основе которого составлены подробные описания двух видов: *Bracteacoccus grandis* и *B. minor*.

В мировой литературе к настоящему времени описаны 19 видов рода *Bracteacoccus* Tëreg, обнаруженных в почвах различных стран и континентов. В то же время на территории нашей страны, достаточно разнообразной по типу почв и растительно-климатических зон, пока найдены лишь два вида: *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrová и *B. aggregatus* Tereg. *B. minor* широко распространен и выявляется практически в любой почве СССР, а *B. aggregatus* был найден лишь однажды на Украине (Андреева и др., 1985). В данной работе мы предприняли попытку выявить и изучить виды рода *Bracteacoccus*, распространенные в пределах нашей страны. Для этой цели были использованы не определенные до вида штаммы рода *Bracteacoccus* из коллекции лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и культуры, предоставленные в наше распоряжение Э. А. Штиной (Кировский сельскохозяйственный институт). Ряд штаммов был изолирован нами из почвенных образцов, собранных в разных районах СССР.

Выделение штаммов из культур проводили по методу К. В. Квитко (1961) с одновременной очисткой их от сопутствующих грибов и бактерий. В итоге в нашем распоряжении оказалось 12 штаммов из Ленинградской, Кировской и Оренбургской областей, Таймыра, Камчатки, Дальнего Востока, Украины, Казахстана и Средней Азии. В систематическом отношении материал оказался весьма однородным и содержал преимущественно один вид — *B. minor* (10 штаммов), и только 2 штамма были определены как *B. grandis* Bischoff et Bold. Приводим характеристику водорослей обоих видов с учетом особенностей всех изученных штаммов, поскольку в отечественной литературе еще не было публикаций такого типа по роду *Bracteacoccus.*

ТАБЛИЦА 1

Размеры вегетативных клеток видов рода *Bracteacoccus* в зависимости от возраста культуры

Вид	Место сбора	Коллекционный № штамма	Размеры вегетативных клеток в культурах разного возраста (диаметр, мкм)				
			10 дней	1 месяц	2 месяца	3 месяца	4 месяца
B. minor	О. Кунашир	777-1	3.3—8.8	3.3—13.2	3.3—14.5	3.3—15.0	3.3—15.4
	То же	776-1	3.0—13.2	3.3—16.5	3.3—17.7	3.3—18.0	3.3—20.0
	Казахстан	711-2	3.3—9.2	3.3—13.2	3.3—14.5	3.3—15.4	3.3—15.4
	Ленинградская обл.	735-2	3.3—8.8	3.3—14.5	3.3—15.0	3.3—15.9	3.3—16.5
	Таймыр	767-1	3.3—8.8	3.3—14.2	3.3—18.0	3.3—20.0	3.3—20.0
B. grandis	Камчатка	867-1	4.0—20.0	4.0—22.5	4.0—25.0	4.4—35.2	4.4—45.0
	Таймыр	768-2	4.0—22.5	4.0—22.5	4.0—36.3	4.0—36.8	4.0—55.0

Для подробного исследования были отобраны 7 штаммов, представляющих оба вида, причем для *B. minor* — наиболее сильно различающихся по ряду особенностей (размером вегетативных клеток, длительностью и активностью зоспорогенеза). Перечень штаммов и их географическое происхождение приведены в табл. 1.

Водоросли выращивали в люминостате при освещенности 2500—3000 лк, продолжительности освещения 9 ч и температуре 23—26 °С на агаровой среде Болда с тройным количеством азота — 3NBBM (Brown, Bold, 1964).

В соответствии с рекомендациями R. M. Brown и H. C. Bold среду готовили в два этапа: отдельно растворы макро- и микроэлементов. Макроэлементы приготавливали в виде 6 растворов, получаемых путем растворения в 400 мл дистиллированной воды следующих солей (в г): 1) $NaNO_3$ — 30.0, 2) KH_2PO_4 — 7.0, 3) K_2HPO_4 — 3.0, 4) $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 3.0, 5) $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ — 1.0, 6) NaCl — 1.0. Микроэлементы в виде четырех растворов приготавливали следующим образом: 1) 50 г Трилона «Б» и 31 г KOH растворяли в 1 л дистиллированной воды; 2) 4.98 г $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ растворяли в 1 л подкисленной воды; подкисленную воду получали путем добавления 1 мл концентрированного H_2SO_4 к 999 мл дистиллированной воды; 3) 11.42 г H_3BO_3 растворяли в 1 л дистиллированной воды; 4) 8.82 г $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$, 1.44 г $MnCl_2 \cdot 4H_2O$, 0.71 г MoO_3, 1.57 г $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, 0.49 г $Co(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$ растворяли в 1 л подкисленной воды. Затем для получения 1 л окончательного раствора среды к 936 мл дистиллированной воды добавляли по 10 мл каждого раствора макроэлементов и по 1 мл каждого раствора микроэлементов.

Перед началом опыта водоросли с интервалом в 4 дня пересевали несколько раз на свежие агаровые косяки с целью активации их роста. Для выяснения длительности и активности процесса зооспорообразования, а также возрастных изменений, происходящих с клетками по мере старения культуры, наблюдения за культурами проводили в течение 5 мес. Величину вегетативных клеток и толщину их оболочки измеряли в культурах 10-дневного, 1-, 2-, 3- и 4-месячного возрастов. В каждом случае брали по 100 клеток от самых мелких до самых крупных. Зооспоры, апланоспоры и спорангии измеряли отдельно в соответствии со сроками их образования, установленными в ходе предварительных наблюдений за каждым из штаммов. Как выяснилось, процесс образования и освобождения зооспор у разных штаммов идет с различной степенью интенсивности и у некоторых штаммов увидеть зооспоры довольно трудно. Изучение зооспор у рода *Bracteacoccus* осложняется еще и тем, что период их подвижности, как это обычно имеет место в случае голых зооспор, очень непродолжителен. Он, как и у большинства размножающихся зооспорами водорослей, приурочен к началу светового периода, и его не всегда удается проконтролировать при обычных условиях выращивания водорослей, поэтому был использован прием, позволяющий следить за зооспорами в течение всего подвижного периода, начиная с момента их выхода из спорангия. Заключается он в следующем. Вечером (в 16—17 ч) водоросль из свежей агаровой культуры (2—10-дневного возраста) переносят в пробирку с небольшим количеством дистиллированной воды. Пробирку заворачивают в черную бумагу и оставляют в темноте на ночь. Утром бумагу снимают и пробирку выставляют на свет, который служит пусковым моментом к освобождению зооспор.

Данные всех наблюдений за водорослями сведены в табл. 1 и 2. Итогом проведенной работы является вывод, что для определения видов рода *Bracteacoccus* необходимо знать размеры и форму зооспор, а также максимальную величину вегетативных клеток, которую можно установить лишь в стареющих культурах. Именно эти признаки позволили нам идентифицировать изученные нами штаммы по имеющимся диагнозам видов.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика процесса зооспорообразования у видов рода *Bracteacoccus*

Вид	Коллекционный № штамма	Зооспоры		Размеры зооспорангиев, мкм	Период подвижности зооспор, мин	Длительность зоогпорообразования, дни
		длина, мкм	ширина, мкм			
B. minor	777-1	6.0—9.5	1.5—3.5	6.6—23.2	10—30	40
	776-1	6.0—10.0	1.1—3.5	6.6—27.5	10—15	28
	711-2	7.2—9.0	1.1—3.0	6.6—18.0	10—15	30
	735-2	6.0—7.7	1.5—2.5	6.6—20.4	10—15	26
	767-1	6.6—8.2	1.5—3.3	6.6—15.0	10—15	16
B. grandis	867-1	7.5—12.5	1.5—3.5	15.0—35.0	15—20	10
	768-2	8.8—10.2	1.5—3.0	6.6—40.2	15—20	7

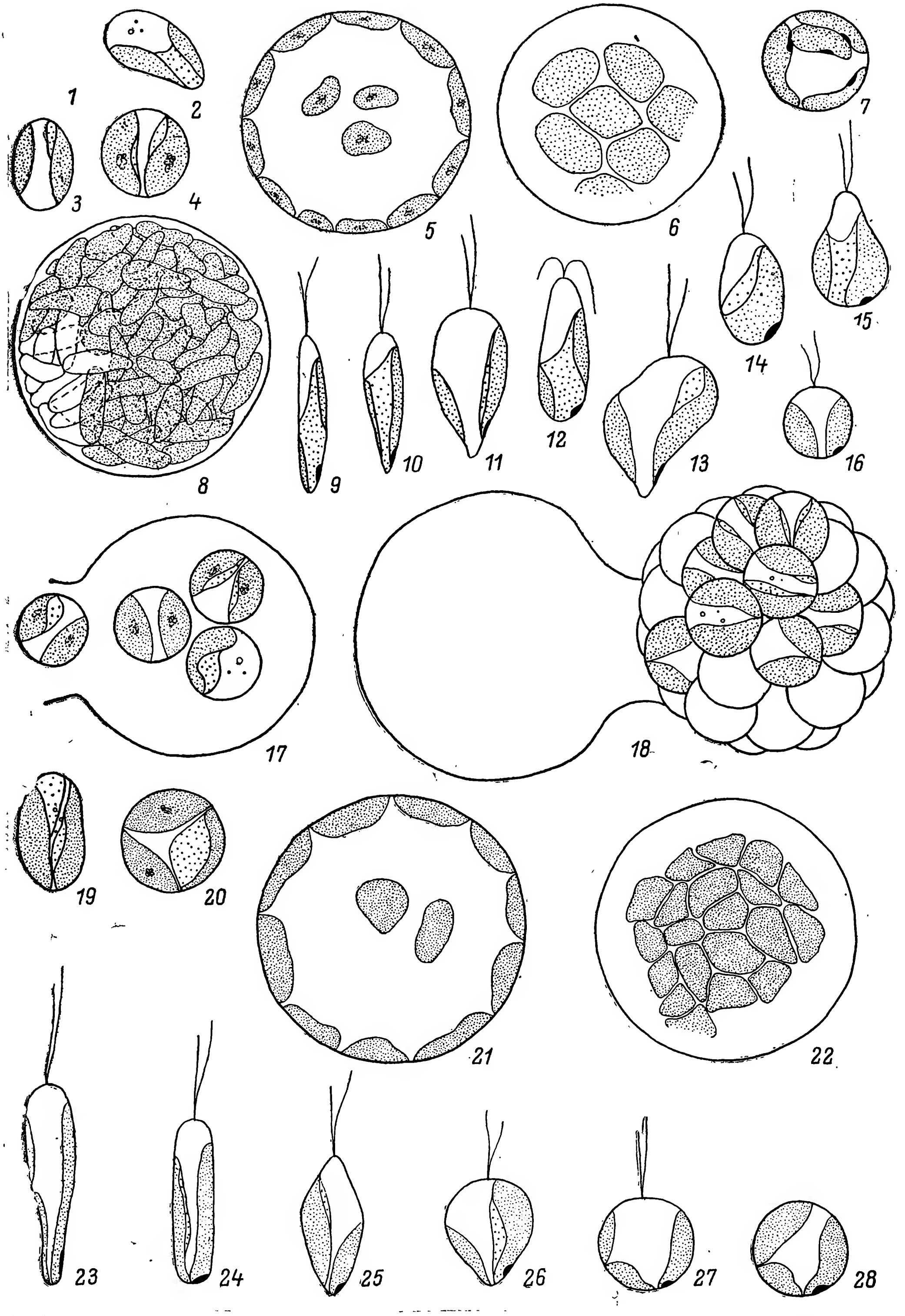
Ниже приводим краткую характеристику рода *Bracteacoccus* и более подробные сведения об обоих изученных видах.

Водоросли, принадлежащие к роду *Bracteacoccus*, характеризуются следующими основными признаками: зрелые вегетативные клетки шаровидные, с многочисленными отдельными пластинчатыми хлоропластами без пиреноида; запасные продукты — крахмал и масло; размножение — зооспорами и апланоспорами, причем зооспоры голые, приобретающие шаровидную форму при остановке, с двумя жгутиками слегка неравной длины.

Bracteacoccus minor (Chod.) Petrová
(см. рисунок, *1—18*)

Petrová, 1931 : 221—228, fig. 1—7. — *Botrydiopsis minor* Chŏdat, 1913 : 174—176.

Клетки обычно одиночные, изредка в небольших скоплениях, шаровидные, в молодом возрасте иногда эллипсоидные или неправильно шаровидные (см. рисунок, *1—4*), от 3.3 до 20.0 мкм в диам. в зависимости от возраста клетки и культуры. Оболочка тонкая, гладкая, с возрастом культуры она утолщается до 1.5 мкм, иногда с пузыревидным выростом. Хлоропласты желтовато-зеленые, от 1—2 в молодых клетках (см. рисунок, *1—4*) до многочисленных в зрелых, пластинчатые, стенкоположные, с увеличением числа частично переходящие в полость клетки (см. рисунок, *5—6*). Запасные продукты — крахмал в скоплениях, напоминающих пиреноид у молодых клеток и в виде мелких и рассеянных по хлоропласту гранул у взрослых клеток, при старении культуры — оранжевые капли масла. Зооспорангии шаровидные, в зависимости от возраста культуры от 6.6 до 27.5 мкм в диам., образующиеся с различной степенью интенсивности, содержащие от 4 до многих зооспор (см. рисунок, *7—8*). Зооспоры освобождаются в слизистом пузыре путем разрыва оболочки зооспорангия, они метаболичные, сразу после освобождения узковеретеновидные, с одной выпуклой и другой плоской сторонами, 6.0—10.0 мкм дл. и 1.1—3.5 мкм шир., постепенно округляющиеся и приобретающие шаровидную форму в момент остановки, с одним жгутом 4.0—4.5 мкм дл. и вторым приблизительно на $^1/_5$ короче первого, с 1—2 хлоропластами и продолговатой стигмой, расположенной в задней части хлоропласта (см. рисунок, *9—16*). Аплано-



1—18 — *Bracteacoccus minor*: *1—4* — молодые вегетативные клетки; *5* — зрелая вегетативная клетка (оптическое сечение); *6* — зрелая вегетативная клетка (вид с поверхности); *7*, *8* — зооспорангии; *9—16* — зооспоры, вариации форм при постепенном округлении; *17* — выход одиночных апланоспор через разрыв оболочки апланоспорангия; *18* — выход апланоспор из апланоспорангия группой, в слизистом пузыре. *19—28* — *B. grandis*: *19*, *20* — молодые вегетативные клетки; *21* — зрелая вегетативная клетка (оптическое сечение); *22* — зрелая вегетативная клетка (вид с поверхности); *23—28* — зооспоры, вариация форм при постепенном округлении.

спорангии шаровидные, 8.8—27.5 мкм в диам. Апланоспоры от 4 до многих, шаровидные, 3.3—5.0 мкм в диам., освобождающиеся путем разрыва оболочки апланоспорангия одиночными или соединенными в группы (см. рисунок, *17—18*). Активное образование зооспор наблюдалось в культурах в течение 1.5 мес., появление апланоспор было отмечено в культурах 10-дневного возраста и не прекращалось вплоть до окончания наблюдений за культурами (5-месячный возраст).

В почвенных культурах. Повсеместно на территории СССР.

Изученные нами штаммы по морфологическим признакам почти полностью совпали с описаниями *B. minor*, имеющимися в литературе (Petrová, 1931; Friedman, Ocampo-Paus, 1966). Наблюдалось лишь незначительное расхождение в максимальных размерах вегетативных клеток. В нашем исследовании и в работе I. Friedman и R. Ocampo-Paus (1966), работавших со штаммом Шода (Chodat, 1913), вегетативные клетки достигали размера максимум 15—20 мкм в диам. T. Petrová (1931), работая с тем же штаммом Шода, отмечала клетки 30 мкм в диам. Кроме того, у изученных нами штаммов наряду с шаровидными клетками в молодых культурах встречались иногда эллипсоидные и неправильно шаровидные клетки. Такое же явление наблюдала при описании вида Petrová (1931). Friedman и Ocampo-Paus (1966) отмечали только шаровидные вегетативные клетки. Эти различия, вероятно, вызваны разными условиями выращивания культур. К сожалению, Petrová (1931) не приводит в своей статье подробных данных о составе среды, на которой выращивали водоросли, и световом режиме, и поэтому мы не имеем возможности проанализировать изменения, происходящие в культурах, выращенных при разных условиях.

Bracteacoccus grandis Bischoff et Bold

(см. рисунок, *19—28*)

Bischoff, Bold, 1963 : 48—50, fig. 76—79, 139.

Клетки обычно одиночные, изредка в небольших скоплениях, в основной массе шаровидные, иногда эллипсоидные или неправильно шаровидные (см. рисунок, *19*, *20*), от 4.0 до 55.0 мкм в диам. в зависимости от возраста клетки и культуры. Оболочка тонкая, гладкая, с возрастом культуры иногда утолщающаяся до 2.5—5.0 мкм, часто с пузыревидным выростом. Хлоропласты желтовато-зеленые, от 2—3 резко очерченных в молодых клетках до многочисленных и менее четких в зрелых, пластинчатые, стенкоположные, с увеличением числа частично переходящие в полость клетки (см. рисунок, *21—22*). Запасные продукты — крахмал в скоплениях, напоминающих пиреноид у молодых клеток и в виде мелких и рассеянных по хлоропласту гранул у взрослых клеток, при старении культуры — оранжевые капли масла. Зооспорангии шаровидные, в зависимости от возраста культуры от 6.6 до 40.2 мкм в диам., содержащие от 4 до многих зооспор. Зооспоры освобождаются в слизистом пузыре путем разрыва оболочки зооспорангия, они метаболичные, сразу после освобождения узковеретеновидные, с тупым передним и суживающимся задним концами, 7.5—12.5 мкм дл., 1.5—3.5 мкм шир., постепенно округляющиеся и приобретающие шаровидную форму в момент остановки, с двумя слегка неравными жгутами, немного короче длины тела зооспоры, с 2—3 пристенными хлоропластами, продолговатой стигмой, расположенной в срединной или задней частях хлоропласта (см. рисунок, *23—28*). Апланоспорангии шаровидные, 12.5—38.0 мкм в диам. Апланоспоры от 4 до многих, шаровидные, 4.4—5.5 мкм в диам., освобождающиеся путем разрыва оболочки апланоспорангия одиночными или соединенными в группы.

В почвенных культурах. Камчатка, Таймыр. Данный вид обнаружен впервые на территории СССР.

Преобладающим способом размножения у изученных нами штаммов *B. grandis* являлся апланоспорогенез. Зооспорообразование наблюдалось только в молодых культурах 2—12-дневного возраста, причем зооспорангиев было очень мало, образование же апланоспор отмечено уже в 5—7-дневных культурах и продолжалось даже в старых 5-месячных культурах.

Описанный H. W. Bischoff и H. C. Bold (1963) *B. grandis* был охарактеризован авторами следующим образом: вегетативные клетки шаровидные во всех возрастах, средний размер клеток 24—26 мкм в диам. (на среде с пептоном — до 35 мкм в диам.), клеточные оболочки заметно не утолщаются с возрастом, но могут образовывать пузыревидные выросты, зооспоры сразу после освобождения из спорангия веретеновидные, 8.5—10.0 мкм дл., 2.0—3.5 мкм шир., голые с 2—3 пристенными, рассеченными хлоропластами, срединной маленькой стигмой.

Изученные нами штаммы отличались от исходного описания большей величиной вегетативных клеток, наличием наряду с шаровидными небольшого числа неправильно шаровидных клеток, утолщением оболочек у некоторых старых клеток, крупной продолговатой стигмой у зооспор.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., *Чаплыгина О. Я.*, *Стрелкова Л. А.* Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Украинского Полесья (*Chlorophyta*: *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). — Нов. сист. низш. раст., 1985, т. 22, с. 3—20. — *Квитко К. В.* Получение культур от отдельных клеток у хлореллы. — В кн.: Исследования по генетике. I. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961, с. 50—54. — *Bischoff H. W.*, *Bold H. C.* Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. — Phycol. Studies, 1963, vol. 4. Univ. Texas Publ., N 6318, p. 3—66. — *Brown R. M.*, *Bold H. C.* Comparative studies of the algal genera *Tetracystis* and *Chlorococcum*. — Phycol. Studies, 1964, vol. 5. Univ. Texas Publ., N 6417, p. 7—213. — *Chodat R.* Monographies d'algues en culture pure. — Matér. fl. crypt. Suisse, 1913, vol. 4 (2), p. 174—176. — *Friedman I.*, *Ocampo-Paus R. Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrová var. *desertorum* n. var., a remarkable alga from the Negev. — Nova Hedwigia, 1966, Bd 10, Hf. 3/4, S. 482—494. — *Petrová J.* Die vermeintliche Heterokonte «Botrydiopsis» minor — eine Chlorophyceae. — Beih. Bot. Zbl. 1931, Bd 48, Abt. 1, S. 221—228.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IV 1984.

УДК 581.9 (98) Бот. журн., т. 70, № 5

Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА СИБИРЯКОВА

N. V. MATVEYEVA, L. L. ZANOKHA. SOME NOTES ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE SIBIRYAKOV ISLAND

Дается краткая характеристика растительности восточного берега о. Сибирякова (Енисейский залив), приводятся 99 таксонов сосудистых растений по литературным данным и сборам авторов. На основе таксономического и географического анализов флоры, особенностей распределения видов в ландшафте определяются зональное положение острова и его место во флористическом и геоботаническом районировании.

О. Сибирякова (бывший Кузькин) расположен в южной части Карского моря при входе в Енисейский залив между Гыданским и Таймырским полуостровами на широте около 73° с. ш. В 1926 г. этот остров посетил А. И. Толмачев, участвовавший в экспедиции Комитета Северного морского пути на судне «Север». Ему удалось совершить 3 высадки: 22 VIII — в западной части острова на широте 72°48′ и 22 и 25 VIII — в юго-западной на широте 72°40′ с. ш. Итоги трех ботанических экскурсий были опубликованы в двух работах (Толмачев, 1926, 1931б). В статье, посвященной обзору сосудистых растений, Толмачев писал, что флора острова «оставалась до самого недавнего времени совершенно неизвестной». Сознавая, что полученные сведения не являются исчерпывающими, он считал целесообразным все-таки опубликовать список 62 видов сосудистых растений, так как данных по флоре арктических районов в то время было крайне мало. За прошедшие полвека изучение флоры и растительности Арктики шагнуло далеко вперед, но о. Сибирякова ботаники более не посещали. Авторам статьи удалось попасть на остров в 1980 г. и в течение 6 дней (9—14 VIII) работать на восточном берегу острова на 72°51′ с. ш.

О. Сибирякова входит в состав Ямало-Гыданской физико-географической области («Ямало-Гыданская область», 1977), его площадь 800 км². Вместе с островами Белый, Шокальского и Олений он относится к ямало-гыданской равнине, которая представляет собой террасированную поверхность позднекайнозойского возраста. На схеме структурно-геологического районирования в книге «Ямало-Гыданская область» (1977) о. Сибирякова вместе с восточным берегом Гыданского п-ова отнесен к Енисейскому району развития аккумулятивных и эрозионно-аккумулятивных речных террас, являющемуся частью Енисейского мегапрогиба.

Толмачев (1926, 1931б) отмечал, что в западных частях о. Сибирякова представляет собой почти совершенную равнину; то же самое следует сказать и о восточной части острова: до горизонта простирается плоская поверхность, не нарушаемая никакими поднятиями, лишь на берегу моря есть обрывы высотой 3—5 м, примерно такая же высота и обрывистых берегов рек и ручьев, не имеющих выработанных долин. Остров сложен песками, поэтому в прибрежной, наиболее молодой части сформировался эоловый ландшафт с развеваемым субстратом и специфическими формами микрорельефа: буграми, западинами, осыпающимися склонами. На расстоянии примерно 1 км от берега моря начинается заболоченная низина со сплошным растительным покровом и характерными для болот торфяно-глеевыми почвами, но также легкого механического состава. Песчаные пляжи шириной 10—20 м тянутся вдоль кромки берега, во время отливов морское дно обнажается на десятки метров. В устьях рек имеются лайды — низины, которые затопляются во время нагонных ветров, штормов и обнаруживают (по растительности) признаки засоления. Берег моря завален плавником.

О. Сибирякова находится в высоких широтах в условиях арктического климата. Он необитаем, и на нем нет метеостанции, поэтому о климатической обстановке можно судить по ближайшим станциям на мысе Лескина и о. Диксон. Среднеиюльскую температуру, вероятно, можно принять около 5 °С (на мысе Лескина — 6.5, на о. Диксон — 4.6°), среднегодовую —11.5° (обе станции дают эту величину); снежный покров, видимо, устанавливается в последней декаде сентября и сходит в середине июня.

Растительность восточной части острова не отличается большим разнообразием, что связано с монотонностью ландшафта. По площади преобладают осоково-моховые болота, занимающие низкую равнину в центральной части. Полигональное расчленение, столь характерное для болот в подзоне типичных тундр материковых частей Ямала, Гыдана и Таймыра, отсутствует. Болота имеют двухъярусный покров. Нижний моховой ярус слагается обычными для тундровой зоны гигрофильными мхами: *Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst., *Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb., *Polytrichum jensenii* I. Hag. В травяном ярусе господствуют *Carex stans*, иногда *Eriophorum angustifolium*, *Hierochloë pauciflora*, *Dupontia fisheri*, встречаются также *Eriophorum scheuchzeri*, *E. russeolum*, *Caltha arctica*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*, *Saxifraga foliolosa*, *Cardamine pratensis*, местами — *Luzula wahlenbergii*. В целом осоково-моховой покров довольно гомогенен, но из-за различий в степени обводненности некоторая его дифференциация все же имеется. В самых мокрых местах отсутствуют цветковые растения, а моховой покров слагается влаголюбивыми видами рода *Calliergon*. Довольно часты подушки из *Sphagnum* sp. sp. площадью в несколько квадратных метров. В более сухих местах образуются небольшие торфяно-моховые бугры со слоем торфа более 20 см, моховым покровом из *Dicranum elongatum* Schwaegr., *Polytrichum strictum* Brid., *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph., с обилием кустистых лишайников (*Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb subsp. *beringiana* (Anti) Bird, *C. rangiferina* (L.) Harm., а также кустарничка *Salix polaris* и с единичными экземплярами *Poa arctica*, *Calamagrostis holmii*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. cernua*, *S. foliolosa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polygonum viviparum*, *Luzula nivalis*, *Cardamine bellidifolia*.

Среди заболоченной низины много мелких озер термокарстового происхождения, по краям которых образуются густые заросли *Arctophila fulva*, в воде также обильны *Ranunculus pallasii*, *Hippuris vulgaris*, попадается *Pleuropogon sabinii*. Есть участки, уже не имеющие зеркала воды, но все еще сильно переувлажненные, где развит сплошной моховой покров из *Drepanocladus revolvens* и редкий травяной из единичных особей *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Ranunculus pallasii*.

Низкие, заливаемые во время приливов при нагонных ветрах или забрызгиваемые во время штормов территории в устьях рек покрыты густым ковром из *Puccinellia phryganodes* с вкраплениями *P. tenella*, *Dupontia psilosantha*, *Carex ursina*, *C. subspathacea*, *Stellaria humifusa*, *Ranunculus hyperboreus* subsp. *tricrenatus*, *Saxifraga hyperborea*, *Cochlearia groenlandica*, *Sagina intermedia*. Такие травяные сообщества широкими полосами тянутся вдоль русел рек, в их устьях расширяются и доходят до моря, но есть участки и с очень разреженным покровом из тех же самых видов. На песчаных пляжах растений нет.

Растительность на дренированных песчаных грунтах (на равнине между берегом моря и заболоченной низиной) представлена сукцессионной серией от крайне разреженных пионерных группировок цветковых растений на не закрепленных развеваемых песках до относительно зрелых (самых продвинутых в исследуемом районе) сообществ с высокой сомкнутостью покрова (общее покрытие до 90—95 %) с доминированием мхов *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (Lesq. et James.) Limpr., а также *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и *Salix polaris*.

На самой ранней стадии зарастания на плоских участках песчаный грунт имеет волнистую поверхность, а берега рек представляют собой осыпающиеся и обваливающиеся склоны. Растения растут на расстоянии 0.5 м и более друг от друга: *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Festuca cryophila*, *Luzula confusa*, *Artemisia tilesii*, *Cerastium arvense*, *C. regelii*, *Lloydia serotina*, *Papaver pulvinatum*, *Deschampsia glauca*, *Poa alpigena* s. l., *P. arctica*, *Koeleria asiatica*, *Armeria maritima*, *Potentilla hyparctica*, *Parrya nudicaulis*, *Luzula nivalis*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides*, *Oxyria digyna*, *Salix reptans*. Уже на этой стадии часто встречается стелющийся ползучий кустарничек *Salix nummularia*, который пока не образует плотной шпалеры, а растет длинными рыхлыми плетями. Характерно, что среди этих видов-пионеров нет специфических для незакрепленных песков — псаммофилов в узком смысле: в других районах и иных ландшафтных условиях они растут и на суглинистых грунтах и в более зрелых (в том числе в зональных) сообществах. Такая неспецифичность флоры на начальных стадиях зарастания песков характерна для тундровой зоны, особенно в высоких широтах.

Интересно, что среди сухих развеваемых песков с единичными растениями иногда попадаются небольшие западины с водой, в которых разрастаются *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex stans*, и сырые понижения с *Polygonum viviparum*, *Juncus biglumis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Stellaria ciliatosepala*, *Carex subspathacea*.

Успешное зарастание песков идет только на плоских поверхностях. Основными задернителями сначала выступают печеночные мхи *Gymnomitrion corallioides* Nees, *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis. и накипные лишайники с черным слоевищем, которые скрепляют песчинки, в результате чего образуется тонкий, не более 0.5 см, растительный покров. Он очень уязвим и под действием ветров, снежной коррозии, криогенных процессов в грунте легко разрушается, поэтому сукцессия постоянно обрывается и «отбрасывается» назад. Такое неустойчивое состояние может длиться неопределенно долго. Зарастание идет по всей поверхности, в результате чего образуется хотя и тонкий, но почти сплошной покров споровых растений, среди которых единично растут те же виды цветковых, что и на развеваемых песках.

На следующей стадии растительный покров становится более мощным и стабильным за счет появления и разрастания крупных по сравнению со споровыми растений — кустарничков *Dryas punctata* и *Salix nummularia*. Эти 2 вида местами формируют густой ковер, среди которого, правда, имеются небольшие и нерегулярно встречающиеся пятна песка. Кустарнички иногда растут вместе, но имеются участки с преобладанием одного или другого; вероятно, стадию с *Dryas punctata* можно считать более продвинутой в сукцессионном ряду. Внешне ивовые и дриадовые кустарничковые сообщества очень похожи: отсутствие ярусности, куртинное или сплошное распределение кустарничковой шпалеры. И по составу, и по структуре они не отличаются от аналогичных группировок на песчаном грунте на о. Большой Бегичев (Матвеева, 1980). Характерно, что даже на этой стадии состав единично растущих цветковых растений все тот же, что и на самых начальных этапах — на развеваемых песках.

Следующей стадией, вероятно, можно считать формирование мохово-дриадовых сообществ, для которых уже характерна дифференциация покрова, связанная с мелкополигональным растрескиванием грунта: по трещинам и краям полигонов сплошной покров образуют *Racomitrium lanuginosum* и *Dryas punctata*, центральная часть полигонов покрыта накипными лишайниками и печеночными мхами, а также очень типичным для этого биотопа лишайником *Parmelia omphalodes*. Кустистые лишайники приурочены к мохово-дриадовому покрову по краям полигонов: *Cladina arbuscula* subsp. *beringiana*, *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *Ochrolechia frigida* (Swartz) Lynge, *Cornicularia divergens* Ach., *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. Здесь растут *Hierochloë alpina*, *Papaver pulvinatum*, *Carex misandra*, *Minuartia macrocarpa*, попадаются куртины *Novosieversia glacialis*, можно еще встретить и *Salix nummularia*, а также в небольшом количестве *Minuartia arctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Saxifraga nivalis* (очень редко). Очень характерны участки (в несколько квадратных метров) со сплошным покровом *Racomitrium lanuginosum*, образующим пухлую подушку толщиной 7—8 см, в которой в массе растут кустистые лишайники *Cladina arbuscula* subsp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Cladonia gracilis* (L.) Willd., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaerer., *C. uncialis* (L.) Wigg., *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vainio, вкраплены и цветковые растения (*Salix polaris*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula confusa*), среди которых следует отметить редкие на острове *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. Несмотря на довольно мощный моховой покров, среди него попадаются редкие пятна песка с тонкой пленкой из печеночника *Gymnomitrion corallioides*.

Самыми продвинутыми в сукцессионном ряду в условиях достаточного дренажа на песчаном грунте мы считаем кустарничково-травяно-лишайниково-моховые сообщества с остаточными пятнами грунта (сильно заросшими) с доминированием *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum strictum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и кустистых лишайников рода *Cladina* в лишайниково-моховом ярусе и *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и *Salix polaris* в травяно-кустарничковом. Однажды была встречена интересная комбинация на высоком мысу берега реки: небольшие бугорки (высотой 20, диаметр основания — 50 см) имеют сплошной и чистый покров из *Racomitrium lanuginosum*, а в ложбинках между ними — сплошной покров из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Salix polaris*.

Перечисленные стадии сукцессии выделены условно, они связаны между собой бесконечными переходными вариантами и, несомненно, представляют таксономический континуум. Фрагменты растительных группировок, относимые к той или иной стадии, формируют пеструю мозаику, их протяженность варьирует от нескольких до десятков и сотен метров. Наибольшую площадь занимают участки, находящиеся на средних стадиях сукцессии (с покровом из печеночных мхов, накипных лишайников и кустарничков *Dryas punctata* и *Salix nummularia*). Сообщества на самых поздних стадиях встречаются редко и небольшими фрагментами.

Долины рек и ручьев не выработаны. На береговых осыпающихся склонах сплошной покров отсутствует, разреженно растут те же виды, что и на развеваемых песках плоской равнинной части. В низких сырых участках вдоль русел встречаются *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Saxifraga cernua*, *Minuartia biflora*, *Eritrichium villosum*, в нижних частях осыпающихся склонов — *Nardosmia frigida*, *Antennaria villifera*, *Tanacetum bipinnatum*, *Lagotis minor*.

Таким образом, растительный покров восточной части острова однообразен, обеднен вследствие слабого разнообразия экотопов и представлен сообществами гидрофитной, псаммофитной и галофитной серий. Собственно плакорная (зональная) растительность отсутствует. Хотя в работах Толмачева описание растительности не дается, судя по перечисленным им растениям, произрастающим на соответствующих типах местообитания, в западной части она такая же, как и в восточной.

Приведя 62 вида сосудистых растений, Толмачев высказал мнение, что это лишь более или менее значительный фрагмент флоры острова: «пытаясь провизорно „прикинуть" истинное количество ее видов, я склонен определять его цифрой, близкой к 100» (Толмачев, 1931б: 218). В настоящее время для острова известны 99 видов и подвидов. На восточном берегу мы дополнительно нашли еще 39 таксонов, но в то же время не встретили следующих 10: *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Phippsia concinna*, *Stellaria crassifolia*, *Gastrolychnis affinis*, *Ranunculus lapponicus*, *Draba oblongata*, *D. nivalis*, *D. pilosa*, *Taraxacum arcticum*. 3 критических таксона: *Caltha caespitosa*, *Papaver angustifolium*, *P. radicatum* subsp. *polare*, приводимые Толмачевым, после просмотра гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, оказались идентичными собранным нами *Caltha arctica* и *Papaver pulvinatum*. Отметим один факт: Толмачев не приводит для западной части острова *Carex stans* — массовый вид в болотах восточной части. При перечислении видов, характерных для заболоченной равнины, он называет лишь *Dupontia fisheri*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*. Сомнительно, чтобы этого вида действительно не было на западе острова, его отсутствие в сборах, видимо, просто ботанический курьез (не собран самый обычный вид!).

Мы разделяем точку зрения Толмачева, что во флоре острова вряд ли многим больше, чем 100 видов, и думаем, несмотря на кратковременность его посещения в обоих случаях, что можно считать ее выявленной достаточно полно, хотя нахождение еще некоторого числа видов вполне возможно. Сравнение описания ландшафтов западной части с тем, что мы видели на восточном берегу, убеждает в том, что природные условия на острове однообразны и поэтому хотя данные о флоре получены из трех пунктов, удаленных друг от друга на значительное расстояние (3 «пробы флористической ситуации», по Б. А. Юрцеву, 1975), флору острова можно рассматривать как одну конкретную флору, по определению Толмачева (1931а, 1932, 1974), различия же обусловлены только кратковременностью экскурсий.

В приводимом ниже списке сосудистых растений о. Сибирякова, известных в настоящее время, семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке. Названия видов даны в соответствии со списком Чукотской флоры (Юрцев и др., 1979). Звездочкой отмечены виды, собранные авторами и отсутствующие в списке Толмачева.

Список сосудистых растений

Equisetaceae. *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.

Lycopodiaceae. *Lycopodium selago* L. subsp. *arcticum* *Tolm.**

Gramineae. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *H. pauciflora* R. Br.*, *Alopecurus alpinus* Smith, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis holmii* Lange*, *Deschampsia glauca* C. Hartm.*, *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.*, *Koeleria asiatica* Domin, *Pleuropogon sabinii* R. Br., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit.*, *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky, *P. arctica* R. Br., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.*, *Dupontia fisheri* R. Br., *D. psilosantha* Rupr.*, *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb., *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr., *P. tenella* (Lange) Holmb.*, *Festuca cryophila* V. Krecz. et Bobr.*, *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil.

Cyperaceae. *Eriophorum angustifolium* Honck., *E. russeolum* Fries, *E. scheuchzeri* Hoppe, *E. vaginatum* L.*, *Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz.*, *C. misandra* R. Br.*, *C. stans* Drej.*, *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *C. tripartita* All.*, *C. ursina* Dew.*

Juncaceae. *Juncus biglumis* L., *Luzula confusa* Lindeb., *L. nivalis* (Laest.) Spreng., *L. wahlenbergii* Rupr.

Liliaceae. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb.

Salicaceae. *Salix lanata* L.*, *S. nummularia* Anderss., *S. polaris* Wahlenb., *S. pulchra* Cham.*, *S. reptans* Rupr.

Polygonaceae. *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Polygonum viviparum* L.

Caryophyllaceae. *Stellaria ciliatosepala* Trautv., *S. crassifolia* L., *S. edwardsii* R. Br.*, *S. humifusa* Rottb., *Cerastium arvense* L.*, *C. regelii* Ostenf., *Sagina intermedia* Fenzl, *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn., *M. biflora* (L.) Schinz et Thell.*, *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf., *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern, *Gastrolychnis affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhanczikov.

Ranunculaceae. Caltha arctica R. Br., *Ranunculus hyperboreus* Rottb. subsp. *hyperboreus*, *R. hyperboreus* subsp. *tricrenatus* (Rupr.) A. et D. Love*, *R. lapponicus* L., *R. nivalis* L.*, *R. pallasii* Schlecht., *R. pygmaeus* Wahlenb.*, *R. sabinii* R. Br.*, *R. sulphureus* C. J. Phipps.

Papaveraceae. Papaver pulvinatum Tolm.

Cruciferae. Cardamine bellidifolia L., *C. pratensis* L., *Parrya nudicaulis* (L.) Regel, *Draba nivalis* Liljebl., *D. oblongata* R. Br. ex DC., *D. pauciflora* R. Br.*, *D. pilosa* DC., *D. pseudopilosa* Pohle*, *D. subcapitata* Simm., *Cochlearia groenlandica* L.*

Saxifragaceae. Saxifraga cernua L., *S. hieracifolia* Waldst. et Kit.*, *S. hyperborea* R. Br.*, *S. foliolosa* R. Br., *S. nelsoniana* D. Don (=*S. punctata* auct. fl. Taim.), *S. nivalis* L.*

Rosaceae. Potentilla hyparctica Malte, *Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle, *Dryas punctata* Juz.*

Hippuridaceae. Hippuris vulgaris L.*

Ericaceae. Cassiope tetragona (L.) D. Don.

Vacciniaceae. Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.

Plumbaginaceae. Armeria maritima (Mill.) Willd.*

Boraginaceae. Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge.*

Scrophulariaceae. Lagotis minor (Willd.) Standl.*, *Pedicularis hirsuta* L., *P. oederi* Vahl*, *P. sudetica* Willd. subsp. *interioroides* Hult.

Compositae. Antennaria villifera Boriss.*, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Artemisia tilesii* Ledeb.*, *Nardosmia frigida* (L.) Hook.*, *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst.

Флора сосудистых растений о. Сибирякова насчитывает 99 видов и подвидов, относящихся к 52 родам, 21 семейству. 5 ведущих семейств (*Gramineae* — 20, *Caryophyllaceae* — 12, *Cyperaceae* — 10, *Cruciferae* — 10, *Ranunculaceae* — 9) включают 61.0 % флоры. В число десяти ведущих входят еще семейства *Saxifragaceae* — 6, *Compositae* — 5, *Salicaceae* — 5, *Juncaceae* — 4, *Scrophulariaceae* — 4; 10 семейств включают 85.8 % видов. Остальные семейства (за исключением *Rosaceae* — 3 вида) представлены одним или двумя видами (таких семейств, так же как и ведущих, — 10, или 47.6 %). Наиболее многовидовые роды: *Ranunculus* — 8 видов, *Carex*, *Draba*, *Saxifraga* — по 6, *Salix* — 5, *Eriophorum*, *Stellaria*, *Minuartia* — по 4. Таким образом, 8 родов (15.4 % от их общего числа) объединяют 43.4 % всех видов. Но преобладают во флоре одно- (35) и двухвидовые (6) роды; на их долю приходится 78.8 % родового состава и они объединяют 41.4 % всех видов.

Распределение видов по широтным элементам таково: виды арктической фракции (арктические, арктоальпийские) составляют 83.8 % (53.5 и 30.3 соответственно), гипоарктические — 10.1, бореальные — 6.1. О последней группе следует сказать, что большая часть их — это собственно полизональные виды, широко распространенные в Арктике (*Eriophorum angustifolium*, *Cardamine pratensis*, *Nardosmia frigida*, *Hippuris vulgaris*), а не заходящие в нее лишь в южных районах, что характерно для редко встречающихся бореальных видов, таких как *Stellaria crassifolia*, *Cerastium arvense*. Виды арктической фракции преобладают как в ведущих семействах, так и в маловидовых, а также и в наиболее богатых родах (за исключением рода *Eriophorum*). Они же наиболее активны в растительном покрове, в их числе *Carex stans*, *Salix polaris*, *S. nummularia*, *Dryas punctata*, *Festuca cryophila*, *Poa alpigena* s. l., *Papaver pulvinatum*.

Как и во всех арктических флорах, наибольшим числом представлены циркумполярные — 64, или 64.6 %(среди них один вид — *Draba nivalis* с дизъюнкцией ареала — находится на восточной границе своего распространения в центрально-сибирском секторе), значительную долю составляют виды с азиатским ареалом — 20 (20.2 %) и евразиатские — 15 (15.2 %).

Виды арктической фракции преобладают во всех долготных группах. Из 16 бореальных и гипоарктических видов 12 имеют циркумполярный ареал, 3 —

преимущественно евразиатский (*Salix lanata*, *Tanacetum bipinnatum*, *Nardosmia frigida*) и один — преимущественно азиатский (*Salix pulchra*).

Общий уровень богатства флоры, таксономическая и географическая структура позволяют рассматривать ее как равнинную арктическую флору сибирского типа. Нет оснований сомневаться в том, что бедность состава в значительной степени обусловлена суровостью климата. Так, число видов на о. Сибирякова сравнимо с таковым в конкретных флорах из подзоны арктических тундр на Таймыре: бухта Марии Прончищевой — 96 видов (Матвеева, 1979), устье р. Нижняя Таймыра — 102, мыс Стерлегова — 67 (Тихомиров, 1948), устье р. Убойной — 126 (неопубликованные данные авторов), и других районов сибирского сектора Арктики: о. Котельный — 89 (Сафронова, 1980), о. Четырехстолбовой — 112 (Заславская, Плиева, 1983). Но по сравнению с перечисленными районами о. Сибирякова имеет важную особенность, которая в дополнение к высокоширотному положению накладывает отпечаток на богатство флоры, а именно — крайне однообразный ландшафт и песчаные грунты. Отсутствие целого ряда видов нельзя объяснить только суровостью климатических условий. Это прежде всего касается слабой представленности двух родов — *Saxifraga* и *Draba*: в любой конкретной флоре из подзоны арктических тундр на Таймыре в каждом из них отмечается вдвое больше видов.

В то же время для некоторых районов Ямала с аналогичными о. Сибирякова ландшафтами и грунтами обедненность этих двух родов — явление, вполне нормальное (например, также представлены эти роды в конкретной флоре бассейна р. Хабияха — по устному сообщению О. В. Ребристой). Общая экстремальность условий на острове, связанная с климатом, усилена монотонностью ландшафта, отсутствием ряда биотопов, в том числе и собственно плакоров, невыработанностью речных долин, песчаными грунтами и относительно малыми размерами острова. Все эти факторы, вместе взятые, приводят к значительному снижению видового разнообразия, обеднению флоры. Многих стенотопных и гемистенотопных видов просто нет из-за отсутствия подходящих для них местообитаний. Но для ряда видов условия имеются (назовем для примера *Chrysosplenium alternifolium* L., который мог бы расти в болотах, *Saxifraga oppositifolia* L. — на песчаном грунте и др.), а они тем не менее отсутствуют. В этом, вероятно, проявляется общеэкологическое правило — малое разнообразие возможных экологических ниш приводит к качественному обеднению ценозов (Чернов, 1982).

Определение зонального положения о. Сибирякова вызывает некоторые трудности. Мы придерживаемся точки зрения, что главными критериями при зональной типологии должны быть те характеристики, которые определяются особенностями современного климата, к каковым в первую очередь относятся показатели структуры плакорных частей ландшафта (Чернов, Матвеева, 1979), но именно они-то и отсутствуют на острове. В настоящее время широтные изменения в пределах тундровой зоны наиболее полно прослежены на Таймыре, но там нет аналогичных о. Сибирякова ландшафтов. Окончательный ответ о зональном положении острова может быть дан только после того, как будут проработаны и опубликованы данные по широтному профилю на Ямале (включая о. Белый). Мы же можем сейчас лишь высказать предположение, что его следует относить к подзоне арктических тундр. Основанием для этого служат некоторые черты структуры растительного покрова, особенности распределения видов. В частности, в пользу этого говорит высокая активность настоящего эваркта (Чернов, Матвеева, 1979) *Salix polaris*, который растет и в наиболее сухих местах, и в осоково-моховых сырых ложбинах, в периодически переувлажненных мочажинах, прорастает сквозь моховые кочки среди осоково-моховых болот. Такая активность этого вида на Таймыре характерна только для подзоны арктических тундр. Знаменательно и то, что в самой продвинутой стадии зарастания песчаных грунтов в наиболее зрелых сообществах в травяно-кустмрничковом ярусе вместе с осокой *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* доминирует *Salix polaris*, а не *Dryas punctata*. На Таймыре замена *D. punctata* на *Salix polaris* в зональных сообществах происходит при переходе из подзоны типичных тундр в арктические (Чернов, Матвеева, 1979). На острове нет кустарниковых сообществ: 3 вида кустарников — *Salix reptans*, *S. lanata*, *S. pulchra* — встречаются редко и единично, имеют стелющуюся форму и не возвышаются над моховым покровом. На южных склонах нет луговых сообществ с хорошо развитым травостоем, а разреженно растут те же виды, что и на развеваемых песках на плоских участках. (Это явление, по нашему мнению, нельзя объяснить только песчаными грунтами, так как сукцессии на песках идут так же, как и на остальных грунтах, и в благоприятных климатических условиях могут завершаться формированием зрелых стабильных сообществ. Доказательством этому может, например, служить то, что на таймырском берегу Енисейского залива против о. Сибирякова на песчаных склонах южной экспозиции мы наблюдали всю сукцессионную серию от разреженной пионерной растительности до формирования настоящих лугов с густым разнотравно-злаковым травостоем). В болотах наряду с *Carex stans* уже высока активность и *Dupontia fisheri*, отсутствуют бореальные осоки; характерно, что уже есть 2 таких высокоарктических вида, как *Pleuropogon sabinii* и *Ranunculus sabinii*. В то же время на острове малочисленны многие самые обычные в подзоне арктических тундр Таймыра виды: *Minuartia macrocarpa*, *Ranunculus pygmaeus*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. nivalis*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis oederi*, среди них и один из самых активных эварктов — *Alopecurus alpinus* (найден только Толмачевым в одном месте в незначительном количестве). Но нет уверенности, что их слабая активность связана с зональными, а не биотопическими причинами.

Вызывает определенные трудности использование показателей структуры флоры для установления зонального положения острова. Обеднение флоры, вызванное не широтным положением, а особенностями ландшафта, приводит, как уже упоминалось, к выпадению из числа 5 ведущих семейств *Saxifragaceae*, а также к тому, что сем. *Cruciferae* занимает лишь 3—4 место, причем оно разделяет его с сем. *Cyperaceae*, которое, например, на Таймыре входит в первые 5 семейств в конкретных флорах в подзоне типичных тундр. Слишком высока доля одновидовых родов и семейств за счет того, что обеднение происходит не только из-за выпадения бореальных и гипоарктических, но и арктических видов. Однако высокая доля видов арктической фракции (83.8 %), а также циркумполярных (64.6 %) с поправкой на островной эффект позволяет все-таки рассматривать ее в ряду арктических флор, которые на Таймыре известны из подзоны арктических тундр.

О. Сибирякова находится на границе между Европейско-Западно-Сибирской и Восточно-Сибирской флористическими провинциями (Юрцев и др., 1978). Отсутствие во флоре дифференциальных и кодифференциальных видов обеих провинций в связи с высокоширотным положением острова затрудняет отнесение его к одной из них. Однако по некоторым признакам (здесь еще присутствуют сибирские виды, граница распространения которых проходит чуть западнее острова — *Draba pilosa*, *D. pseudopilosa*, или виды, имеющие на Гыдане и Ямале дизъюнкцию в ареале — *Novosieversia glacialis*, *Carex misandra*) мы, вслед за Юрцевым и др. (1978), склонны рассматривать его в составе Таймырской подпровинции Восточно-Сибирской провинции.

По геоботаническому районированию Арктики о. Сибирякова входит в Ямало-Гыданско-Таймырско-Анабарскую подпровинцию Новоземельско-Западносибирско-Центральносибирской провинции арктических тундр (Александрова, 1977). В пределах подпровинции В. Д. Александрова выделяет 4 округа, но о. Сибирякова из-за отсутствия сведений о его растительности не упоминает. Может быть, его следует выделить в самостоятельный округ, который, хотя территориально и примыкает к северогыданско-северотаймырскому, типологически ближе к североямальскому.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. (Комаровские чтения. XXIX). Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Заславская Т. М., Плиева Т. В.* Флора острова Четырехстолбового (архипелаг Медвежьи острова, Восточно-Сибирское море). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 369—376. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 78—109. — *Матвеева Н. В.* Две поездки на остров Большой Бегичев (краткий очерк флоры и растительности). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1543—1559. — *Сафронова И. Н.* К флоре острова Котельный (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 544—551. — *Тихомиров Б. А.* К характеристике флоры западного побережья Таймыра. — Тр. Карело-Финск. ун-та. Т. II. Петрозаводске 1948. 85 с. — *Толмачев А. И.* Предварительный отчет о поездке в низовья Енисея и в прибрежную часть Гыданской тундры летом 1926 г. — Изв. АН СССР, 1926, с. 1655—1680. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. — Журн. Русск. бот. общ., 1931а, т. 16, № 1, с. 111—124. — *Толмачев А. И.* Обзор сосудистых растений острова Сибирякова в Енисейском заливе. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1931б, вып. XXIII, с. 211—218. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. I. — Тр. Полярн. комис., вып. 8. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 126 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Чернов Ю. И.* О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании. — Журн. общ. биол., 1982, т. 13, № 1, с. 35—47. — *Чернов Ю. И.*, *Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 5, с. 111—122; вып. 6, с. 74—83. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. 166 с. — *Ямало-Гыданская* область / Под ред. Р. К. Сиско. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 309 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VI 1984.

УДК 581.9 (584.5)

Бот. журн., т. 70, № 5

А. П. Чукавина

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СОЛЯНОЙ ГОРЫ ХОДЖАМУМИН (ЮЖНЫЙ ТАДЖИКИСТАН)

A. P. CHUKAVINA. SOME PECULIAR FEATURES OF FLORA AND VEGETATION OF THE SALT-MOUNTAIN KHODZHAMUMIN (SOUTHERN TAJIKISTAN)

Выявлены 524 вида сосудистых растений, анализируется их состав. Характеризуется растительность соляной горы Ходжамумин (уникального памятника природы Таджикистана) и отмечается ее своеобразие.

Для выявления состояния современной флоры и растительности отдельных районов Южного Таджикистана с 1975 по 1980 г. сотрудники Отдела флоры и систематики высших растений Института ботаники АН ТаджССР по инициативе академика П. Н. Овчинникова и под его руководством проводили ботанико-географические исследования трех горных поднятий — Аруктау, Ходжаказьян, Ходжамумин, являющихся частью обширной Афгано-Таджикской депрессии.

Самым восточным из этих поднятий является гора Ходжамумин, представляющая собой соляной купол, ядро которого сложено верхнеюрской солью и перекрыто кайнозойскими, преимущественно плиоцен-четвертичными отложениями. Соль, целиком слагающая ядро купола, местами перекрыта древнечетвертичным аллювием рек Яхсу и Пяндж. Это свидетельствует о том, что хотя формирование горы Ходжамумин как орографической структуры началось по крайней мере в плиоцене, однако своей современной высоты она достигла только в среднечетвертичное время. Поднятие соляного лакколита продолжается до сих пор (Борнеман, 1935; Чедия, Трофимов, 1962). Соляной купол Ходжамумин является самым высоким в СССР и относится к своеобразным памятникам природы Таджикистана.

Гора Ходжамумин, занимающая площадь около 10 000 га, находится в 22 км южнее г. Куляб. Ее северная часть расположена на территории Восейского, южная — Московского административных районов и относится к Пархаро-Кировабадскому подрайону Южнотаджикистанского ботанико-географического района. Гора Ходжамумин увенчана несколькими скалистыми вершинами, она

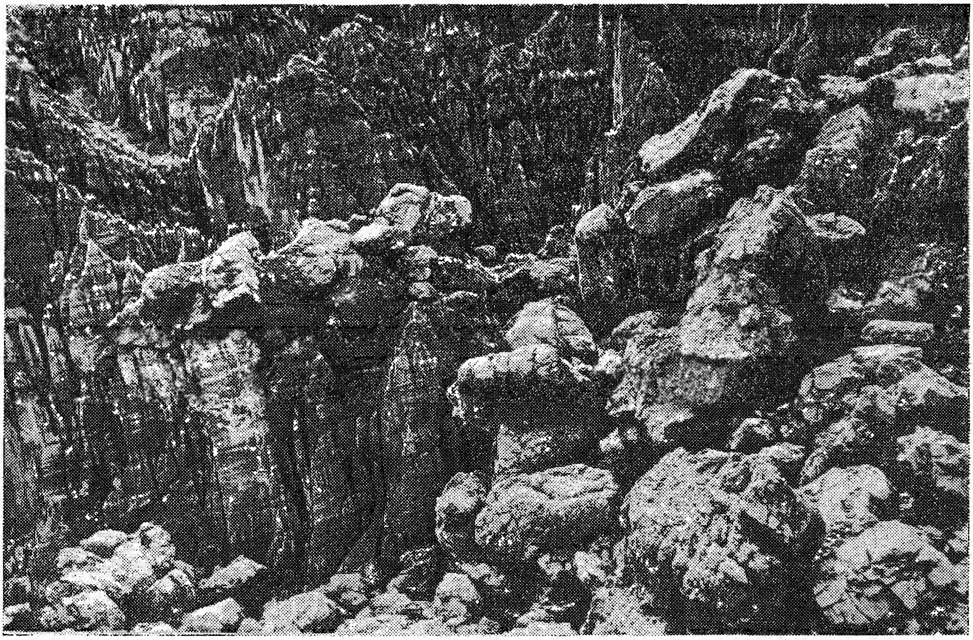


Рис. 1. Ребристые конусовидные колонны, напоминающие сталактиты. Восточный склон горы Ходжамумин.

возвышается на 884 м над широкой долиной, в которой сливаются реки Яхсу и Кызылсу (абсолютная высота — 1334 м над ур. м.).

С востока гора отделяется от предгорий Дарваза приподнятым, обособленным седлом высотой 1200 м, сложенным верхнетретичными песчаниками с мощным чехлом лёссовидных покровов (Борнеман, 1935).

Восточный склон собственно горы Ходжамумин обрывистый и на сотни метров здесь — сплошные обнажения каменной соли, образующей местами ребристые конусовидные колонны (рис. 1), прикрытые шапками гипса (Борнеман, 1935; Селиванов, 1962).

У подножия склонов горы выходит множество горькосоленых ручьев. Ручьи восточного склона, сливаясь, образуют соляную речку, стекающую с самой вершины и текущую по дну глубокого сая в юго-восточном и северо-восточном направлениях и отделяющую собственно гору Ходжамумин от ее обособленной восточной части. Большинство ручьев южного склона стекает в р. Чубек, протекающую вдоль южного склона.

Вокруг более или менее крутых склонов, сложенных беспорядочным нагромождением песчаных, соляных и гипсовых глыб, образован пологий шлейф, окаймляющий гору со всех сторон, кроме восточной части. Этот шлейф у основания ограничен обрывистым уступом.

Гора Ходжамумин усеяна многочисленными карстовыми воронками глубиной от 3 до 50 м. Их образование можно наблюдать и в настоящее время. Карсты возникают в результате растворения и вымывания гипса и соли атмосферными осадками, максимум которых приходится на зимне-весенний, а минимум — на летний период. «Рельеф вершины сопки похож на местность, где только что произвели крупный взрыв; мелкие воронки, рассеянные по склону, напоминают поле после бомбежки» (Селиванов, 1962: 68).

Гора Ходжамумин широко известна прежде всего как крупное месторождение поваренной соли промышленного значения. Как считают специалисты, ее запасов хватит населению всей планеты на 100 лет. Это привлекало многих исследователей — главным образом геологов, описавших детальное геологическое строение, стратиграфию и петрографический состав горы. В ботаническом же отношении она почти не изучена. О флоре и растительности горы Ходжамумин литературных данных нет. Растения здесь собирали эпизодически. Имеются незначительные сборы А. Е. Регеля, И. А. Линчевского и Т. И. Масленниковой, А. С. Королевой, В. П. Бочанцева, Г. Т. Сидоренко и А. Г. Чукавиной, К. П. Попова, А. А. Коннова.

Климат исследованного района с очень теплым летом и умеренной мягкой зимой. Характерна устойчивая ясная, сухая и жаркая погода летом и неустойчивая — в холодный период года, когда выпадает основная масса осадков. Средняя годовая температура воздуха 14—16 °С. Средняя месячная температура самого холодного месяца — января — положительная. Суточная амплитуда 7°. Абсолютный минимум —29°. Абсолютный максимум достигает 44, суточная амплитуда — 18°. Годовая сумма осадков — около 650 мм, основное их количество приходится на холодный период; так, за период с ноября по март выпадает до 350 мм. Осадки выпадают в виде дождя и мокрого снега. Наибольшая средняя декадная высота снежного покрова меньше 10 см. За теплый период выпадает около 30 % осадков годовой суммы, и характер их в основном ливневый (Владимиров, 1968).

Во флоре горы Ходжамумин зарегистрированы 524[1] вида сосудистых растений из 291 рода и 60 семейств. В дальнейшем несомненно этот список пополнится еще рядом видов. Вероятно, однако, что уровень богатства флоры горы Ходжамумин не более 550—600 видов.

На долю сосудистых споровых и голосеменных приходится меньше 1 % (0.8), среди покрытосеменных на однодольные — 21.6 и на двудольные — 77.6 %.

Флористическая пропорция для горы Ходжамумин равна 1 : 5, 1 : 9, т. е. среднее количество родов в одном семействе равно 5, а видов — 9. При этом у 15 семейств уровень видового богатства выше среднего и насчитывает 400 видов, что составляет 76.6 % от всех видов, произрастающих на горе Ходжамумин. Семейств, включающих один род, насчитывается 23, или 38.3 %, а семейств с одним видом — 15, что составляет 25 % от общего числа семейств.

По наибольшему числу родов и видов в первую десятку входят семейства, представленные в таблице.

Крупнейшие семейства флоры горы Ходжамумин

Семейство	Число родов	Процент от общего числа родов	Число видов	Процент от общего числа видов
Compositae	44	15.1	73	14
Gramineae	34	11.6	52	10
Leguminosae	15	5.2	43	8.25
Liliaceae	9	3.1	25	4.8
Boraginaceae	15	5.2	25	4.8
Umbelliferae	16	5.5	23	4.4
Cruciferae	15	5.1	21	4.03
Ranunculaceae	10	3.4	21	4.03
Rosaceae	9	3	20	3.8
Chenopodiaceae	10	3.4	16	3.1
Всего в 10 семействах	177	60.6	319	61.21

Ведущее место по богатству как видов, так и родов занимает сем. *Compositae*, что является типичным для флоры Древнего Средиземья и всей Голарктики в целом (Камелин, 1973; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1978, и др.). Злаки занимают второе, а бобовые — третье место. Обычно же во флорах отдельных районов Средней Азии число видов злаков меньше числа видов бобовых. Как и во флоре Варзоба (Камелин, 1973), на горе Ходжамумин довольно богатым оказалось сем. *Rosaceae*, что объясняется лесным обликом флоры этой горы. Так, среди деревьев и кустарников, произрастающих здесь, 17 видов (46 %) являются представителями сем. *Rosaceae*: *Amygdalus bucharica* Korsh., *Cerasus erythrocarpa*

---

[1] Видовой состав выявлен в основном на основании сборов автора и дополнен коллекциями указанных выше ботаников. Кроме автора в полевых работах в качестве помощников принимали участие В. А. Чевтаева и В. В. Каримова.

Nevski, *C. verrucosa* (Franch.) Nevski, *C. vulgaris* Mill., *Cotoneaster hissaricus* Pojark., *C. nummularioides* Pojark., *C. subacutus* Pojark., *Crataegus pontica* C. Koch, *C. turkestanica* Pojark., *Prunus domestica* L., *Pyrus korshinskyi* Litv., *Rosa achburensis* Chrshan., *R. canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. divina* Sumn., *R. ecae* Aitch., *R. ovczinnikovii* Koczk.

Во флоре горы Ходжамумин значительна доля рода *Allium* (сем. *Alliaceae*), характерного для флоры Средней Азии. Здесь он представлен 15 видами, относящимися к группе горносреднеазиатских. Из них 7 видов являются эндемиками Южного Памиро-Алая: *A. brevidens* Vved., *A. bucharicum* Regel, *A. insufficiens* Vved., *A. rosenbachianum* Regel, *A. sordidiflorum* Vved., *A. trautvetterianum* Regel, *A. hissaricum* Vved.

Своеобразие флоры горы Ходжамумин определяется наличием мезофильных видов, относящихся к комплексу неморально-лесных (чернолесных): *Polygonatum sewerzowii* Regel, *Tulipa praestans* Th. Hoog, *Allium altissimum* Regel, *A. rosenbachianum*, *Arum korolkowii* Regel, *Thalictrum sultanabadense* Stapf, *Bunium chaerophylloides* (Regel et Schmalh.) Drude, *Solenanthus circinnatus* Ledeb., *Hypericum perforatum* L., *Pedicularis olgae* Regel и других, а также значительным участием в сложении флороценотипов шибляка (верхняя полоса пояса), арчевников таких мезоксерофильных и по природе чернолесных кустарников, как *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach, *Cotoneaster hissaricus*, *Berberis heterobotrys* E. Wolf, *Rosa divina*, *R. ovczinnikovii* и др. Это свидетельствует о широком участии в растительном покрове горы Ходжамумин в прошлом группировок чернолесья, в настоящее время утративших самостоятельную роль.

Флора горы Ходжамумин богата однолетниками — 244 вида, или почти 47 %. Из них значительное число видов с длительной вегетацией (130 видов). На долю эфемеров приходится 114 видов, бо́льшая часть из которых относится к семействам *Gramineae* и *Cruciferae*.

Многолетние травы и полукустарнички представлены 241 видом (46.2 %), из них геофитов — 101 вид, причем бо́льшая часть (54 вида) — однодольные растения. Деревьев и кустарников — 37 видов, или 7 %, основное число которых, как было выше указано, относится к сем. *Rosaceae*.

В географо-генетическом отношении основное ядро флоры горы Ходжамумин состоит из видов с ареалами, ограниченными территорией Древнего Средиземья. Таких видов отмечено 395 (75.6 %), из них с ареалом Общедревнесредиземноморским 62 вида (11.9 %), а Восточнодревнесредиземноморским — 77 (14.7 %). Значительно число видов со Среднеазиатским типом ареала (134, или 25.7 %), наиболее многочисленны среди них виды с ареалом, не выходящим за пределы Памиро-Алая (эндемики), — 77 (14.7 %). Много видов — 43 (8.2 %) — с Припянджским ареалом, из них 8 с очень узким ареалом, ограниченным горой Ходжамумин и близлежащими районами Южного Таджикистана: *Scilla raewskiana* Regel, *Juno leptorhiza* Vved., *Strigosella tadshikistanica* (Vass.) Botsch., *Cephalorhizum popovii* Lincz., *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk., *L. ovczinnikovii* Lincz. et Czuk., *Solenanthus albiflorus* Czuk. et Meling, *S. plantaginifolius* Lipsky.

Флора горы Ходжамумин богата видами, имеющими кормовое значение. К ним относятся прежде всего многие злаки и бобовые: *Aegilops cylindrica* Host, *A. squarrosa* L., *A. triuncialis* L., *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Anisanta tectorum* (L.) Nevski, *Avena trichophylla* C. Koch, *Bromus danthoniae* Trin., *B. oxyodon* Schrenk, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Dactylis glomerata* L., *Hordeum bulbosum* L., *H. geniculatum* All., *H. leporinum* Link, *Phleum paniculatum* Huds., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa bactriana* Roshev., *Alhagi canescens* (Regel) Shap., *A. kirghisorum* Schrenk, *Astragalus campylorrhynchus* Fisch. et Mey., *A. campylotrichus* Bunge, *A. rytilobus* Bunge, *A. taschkendicus* Bunge, *Glycyrrhiza glabra* L., *Melilotus albus* Medik., *Medicago denticulata* Willd., *M. orbicularis* (L.) Bartalini, *M. rigidula* (L.) All., *Onobrychis baldshuanica* Širj., *O. grandis* Lipsky, *O. pulchella* Schrenk, *O. laxiflora* Baker, *Trigonella grandiflora* Bunge, *T. geminiflora* Bunge, *Vicia narbonensis* L., *V. sativa* L., *V. tenuifolia* Roth и др. В хозяйственном отношении ценны и произрастающие здесь дикорастущие плодовые — *Cerasus erythrocarpa*, *C. verrucosa*, *Pistacia vera* L., *Pyrus korshinskyi*, *Crataegus pontica*. Ряд травянистых видов используется в пище

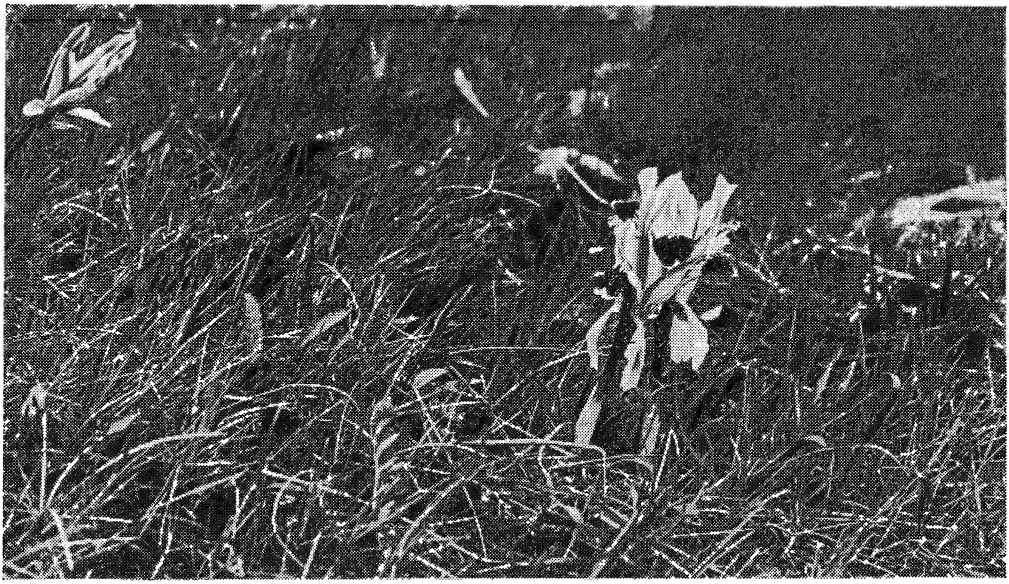


Рис. 2. *Juno nicolai.* Северный склон горы Ходжамумин, высота 700 м над ур. м., февраль.

человека. К ним относятся *Allium rosenbachianum*, *Bunium persicum* (Boiss.) B. Fedtsch., *Galagania fragrantissima* Lipsky, *Rheum maximowiczii* Losinsk. Произрастают здесь и некоторые лекарственные растения: *Artemisia absinthium* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Glycyrrhiza glabra*, *Hypericum perforatum*.

Флора Ходжамумина особенно богата красивоцветущими растениями. Это тюльпаны (*Tulipa maximowiczii* Regel, *T. praestans*, *T. tubergeniana* Th. Hoog), эремурусы (*Eremurus alberti* Regel, *E. bucharicus* Regel), ирис (*Iris korolkowii* Regel), юноны (*Juno bucharica* (Foster) Vved., *J. nicolai* Vved. — рис. 2), луки (*Allium giganteum* Regel, *A. trautvetterianum*), пролеска (*Scilla raewskiana*), первоцвет (*Primula fedtschenkoi* Regel), безвременники (*Colchicum kesselringii* Regel, *C. luteum* Baker), ветреницы (*Anemone baissunensis* Juz., *A. bucharica* (Regel) Fin. et Gagnep., *A. tschernjaewii* Regel), весенник (*Shibateranthis longistipitata* (Regel) Nakai) и др.

В соответствии с типологией Овчинникова (1957) в пределах изученного нами района выделяются следующие флороценотипы: тугаи, галофитон, полусаванны, растения пестроцветных гипсоносных толщ, шибляк и арчевники. Они слагают на вертикальном профиле три пояса растительности, характерных для Южного Таджикистана.

I. Пояс низкотравных мятликово-осочковых полусаванн (*Poa bulbosa* L., *Carex pachystylis* J. Gay) от 450 до 600 (до 800 м на лёссовых склонах) м над ур. м. В этом поясе типичными почвами являются светлые сероземы. У подножия горы встречаются группировки галофильной растительности из *Climacoptera transoxana* (Iljin) Botsch., *Halocharis hispida* (C. A. Mey.) Bunge, *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Halostachys caspica* (Bieb.) C. A. Mey., *Aeluropus littoralis*, *Parapholis incurva* (L.) C. E. Hubb., *Sphenopus divaricatus* (Gouan) Reichenb. и др.

Вдоль р. Чубек, у подножия западных и южных склонов горы, сохранились фрагменты тугайной растительности из *Tamarix ramosissima* Ledeb., *T. hispida* Willd., *Lycium ruthenicum* Murr., из травянистой растительности — *Erianthus ravennae* (L.) Beauv. — эдификатора так называемых реликтовых саванн Средней Азии, *Phragmites australis*, с большим участием галофильных растений: *Salicornia europaea* L., *Suaeda arcuata* Bunge, *S. paradoxa* (Bunge) Bunge, *Spergularia marina* (L.) Griseb., *Plantago coronopus* L., *Limonium reniforme* (Girard) Lincz., *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze, *Aeluropus littoralis* и др. Тугайная растительность, в прошлом окаймлявшая

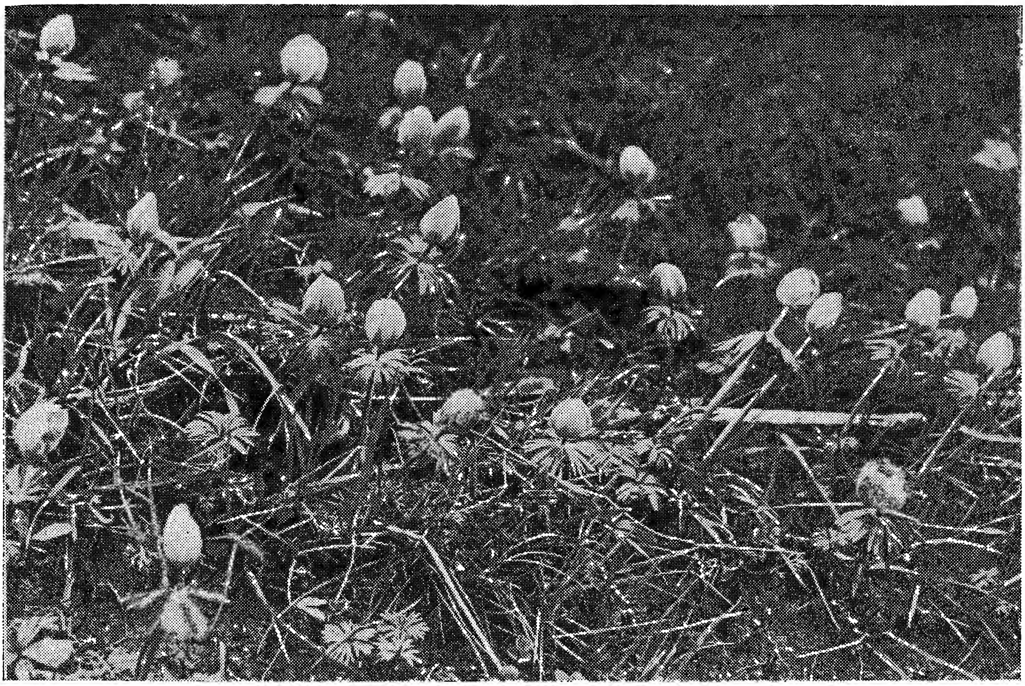


Рис. 3. Аспект из *Shibateranthis longistipitata*. Южный склон горы Ходжамумин, высота 750 м над ур. м., февраль.

зеленой полосой подножие соляной сопки Ходжамумин, в настоящее время интенсивно истребляется.

II. Пояс шибляка и полусаванн от 600 (800 м на лёссовых склонах) до 1200 м над ур. м. Для этого пояса характерны темные сероземы. Здесь произрастает наибольшее число видов, из которых многие свойственны типу шибляка (*Crambe kotschyana* Boiss., *Bongardia chrysogonum* (L.) Spach, *Biebersteinia multifida* DC., *Haplophyllum alberti-regelii* Korov., *H. popovii* Korov., *Scorzonera tragopogonoides* Regel et Schmalh., *Handelia trichophylla* (Schrenk) Heimer и др.). Этот пояс неоднороден и представлен двумя полосами: нижняя полоса шибляка (600—800 м над ур. м.) — это опустыненные крупнотравные фисташники с миндалем (*Pistacia vera*, *Amygdalus bucharica*). Здесь же по обрывистым северным склонам произрастают единичные кустарники — *Zygophyllum gontscharovii* Boriss., *Atraphaxis spinosa* L. (поднимается до пояса арчевников), *Rosa ecae*. Травостой сформирован из *Ferula tadshikorum* M. Pimen. с фрагментами полынников из *Artemisia scotina* Nevski, *A. stenocephala* Krasch. ex Poljak., *A. baldshuanica* Krasch. et Zapr. при значительном участии эфемеров из злаков (*Aegilops triuncialis*, *Hordeum geniculatum*, *Taeniatherum asperum* (Simonk.) Nevski, *Trachynia distachya* (L.) Link, *Vulpia persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr., *Bromus oxyodon* и др.), из крестоцветных (*Euclidium syriacum* (L.) R. Br., *Drabopsis nuda* Stapf, *Strigosella turkestanica* (Litv.) Botsch.) и др. В верхней полосе пояса шибляка доминируют крупнозлаково-полусаванновые фисташники с фрагментами крупнотравных полусаванн (от 800 до 1200 м над ур. м.). Из деревьев и кустарников господствуют *Acer regelii* Pax, *Cotoneaster nummularioides*, *Cerasus verrucosa*, *C. erythrocarpa*, *Rosa ovczinnikovii*, *Amygdalus bucharica*, *Celtis caucasica* Willd., *Rhamnus dolichophylla* Gontsch., *Lonicera nummulariifolia*. В травостое преобладают *Hordeum bulbosum*, *Ferula tadshikorum*, *Inula macrophylla* Kar. et Kir., *Scabiosa songarica* Schrenk, *Crambe kotschyana*. Небольшими группами произрастает *Ungernia tadshicorum* Vved. ex Artjushenko. Следует отметить здесь и наличие обильных ранних красивоцветущих геофитов — *Bellevalia atroviolacea* Regel, *Rhinopetalum bucharicum* (Regel) Losinsk., *Tulipa praestans*, *Juno nicolai*, *J. bucharica*, *Crocus korolkowii* Maw et Regel, *Anemone baissunensis*,

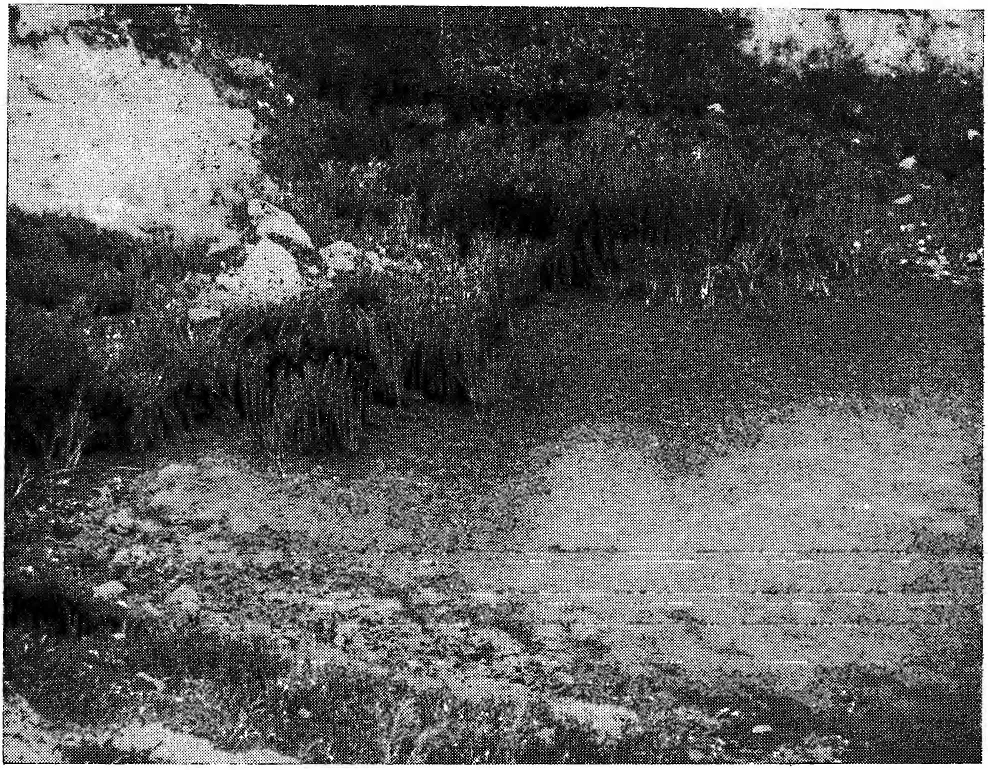


Рис. 4. Небольшое карстовое озеро, по краям которого преобладают *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis mitracarpa*. Южный склон горы Ходжамумин, высота 850 м над ур. м.

A. tschernjaewii, *Shibateranthis longistipitata* (рис. 3) и другие, которые поочередно, начиная с февраля по апрель, создают яркие, красочные аспекты.

В поясе шибляка и полусаванн на южном склоне в пределах 800—900 м над ур. м. в отдельных карстовых воронках длительное время сохраняется вода (рис. 4). Здесь обычны гидрофиты *Batrachium divaricatum* (Schrank) Wimm., *Zannichellia pedunculata* Reichenb.; прибрежно-водные гелофиты *Eleocharis mitracarpa* Steud., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Phragmites australis*, *Carex divisa* Huds., *Veronica anagalloides* Guss. и 80 видов макро- и микроскопических водорослей, относящихся к 6 отделам (Чукавина, Шмелева, 1981).

Лишь в одной из карстовых воронок постоянно бьют два родника, которые обусловливают некоторую специфичность флоры на заболачиваемых вокруг них участках. Только здесь произрастают три вида злаков: *Alopecurus myosuroides* Huds., *Poa sylvicola* Guss., *Eragrostis minor* Host, а непосредственно в роднике имеются зигнемовые и сифоновые водоросли, образующие макроскопические сплетения.

На выщелоченных обрывах с выходами гипса на высотах (550) 900—1100 м над ур. м. фрагментарно отмечены небольшие группировки так называемых формаций пестроцветных гипсоносных толщ из *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, *L. chodshamumynense*, *L. ovczinnikovii*, *Cephalorhizum popovii*, *Andrachne virga-tenuis* Nevski, *Atraphaxis spinosa*, *Reaumuria reflexa* Lipsky, *Olgaea baldschuanica* (C. Winkl.) Iljin.

III. Пояс теплолюбивых арчевников, от 1200 до 1334 м над ур. м. Для них характерны коричневые карбонатные почвы. Этот пояс представлен разреженными группировками термофильных арчевников из *Juniperus seravschanica* Kom., занимающих всю эродированную верхнюю часть горы.

Единичные деревья арчи, как и в бассейне р. Варзоб (Камелин, 1973), спускаются до 900 м на северном склоне и до 1000 м над ур. м. на южном склоне. В горах Моголтау отдельные деревья арчи отмечены на высоте 800 м над ур. м. (Запрягаева, 1976). Оптимальной для этого вида арчи является высота 1500—

2200 м над ур. м. Чистых насаждений арчи здесь нет. По видовому составу их можно отнести к кара-арчевникам полусаванновым с фрагментами ксерофильных жестколистных редколесий (Запрягаева, 1976). Из древесных пород произрастают *Acer regelii*, *Rosa ovczinnikovii*, *R. divina*, *Amygdalus bucharica*, *Berberis heterobotrys*, *Lonicera nummulariifolia*, *Cotoneaster nummularioides*, *Cerasus erytrocarpa*, *C. verrucosa*. В травостое господствуют *Hordeum bulbosum*, *Carex pachystylis*, *Poa bactriana*, *Ladyginia bucharica* Lipsky, *Inula macrophylla*, *Cousinia mulgediifolia* Bornm., *Primula baldschuanica* B. Fedtsch., *P. fedtschenkoi*, *Tulipa praestans*, *Onobrychis baldshuanica*, *Anemone tschernjaewii*, *Prangos bucharica* B. Fedtsch., *Allium griffithianum* Boiss., *A. sarawschanicum* Regel, *A. jodanthum* Vved. и др. В изобилии встречаются эфемеры. Следует отметить, что наряду с типичными представителями для каждого пояса на всем вертикальном профиле горы Ходжамумин во всех флороценотипах наблюдается общность видового состава злаков-эфемеров.

На склонах восточной лёссовой части горы (обособленная седловина) на высоте 800—1200 м над ур. м. мозаично отмечены группировки с господством *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis*, *Phlomis bucharica* Regel и *Psoralea drupacea* Bunge, *Cousinia pseudarctium* Bornm., *Inula macrophylla*, *Glycyrrhiza glabra*, *Hordeum bulbosum*, *Phragmites australis*, *Ungernia tadshicorum*, *Prangos bucharica*, *Iris korolkowii*, при участии *Ferula tadshikorum*, *Elaeosticta hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichom., *Haplophyllum griffithianum* Boiss., *Solenanthus turkestanicus* (Regel et Smirn.) Kusn., *Astragalus kabadianus* Lipsky, *Helichrysum thianschanicum* Regel, единичных кустов гигантского злака *Erianthus ravennae* и др. Обильны однолетники из злаков и разнотравья: *Aegilops triuncialis*, *Bromus danthoniae*, *B. oxyodon*, *Avena trichophylla*, *Taeniatherum asperum*, *Hordeum leporinum*, *Rostraria cristata* (L.) Tzvel., *Pimpinella puberula* (DC.) Boiss., *Crupina vulgaris* Cass., *Epilasia mirabilis* Lipsch. и др. Весенний аспект создает изобилие цветущих растений: *Strigosella turkestanica*, *Cryptospora omissa* Botsch., *Arnebia coerulea* Schipcz. Здесь же на склонах западной и восточной экспозиций отмечены небольшие пятна полынников из *Artemisia baldshuanica* и *A. kochiiformis* Krasch. et Lincz. Из деревьев и кустарников произрастают единично *Pistacia vera*, *Amygdalus bucharica*, *Cerasus erythrocarpa*, *C. verrucosa*, *Celtis caucasica*, *Acer regelii*, *Zygophyllum gontscharovii*, *Cotoneaster subacutus*. Кроме того, на высоте 1100—1200 м над ур. м. характерны розарии из *Rosa ovczinnikovii*, *R. achburensis* и *R. corymbifera*; небезынтересно отметить, что в их составе два узко эндемичных вида Юго-Восточного Таджикистана: *Solenanthus plantaginifolius* и *S. albiflorus*.

Таким образом, гора Ходжамумин по своим флористическим и флороценотическим показателям является своеобразной. Видовой состав ее флоры и растительности близок к таковым Гиссаро-Дарвазского ботанико-географического района, где значительное место занимает пояс чернолесья с крупнотравными полусаваннами.

Флора и растительность горы Ходжамумин, несмотря на незначительную ее площадь, характеризуется большим разнообразием видов, родов, семейств и фрагментарностью отдельных флороценотипов.

Пояса растительности шибляка и арчевников занимают здесь наиболее низкий гипсометрический уровень для Памиро-Алая. Это можно объяснить резкой пересеченностью карстового рельефа, обеспечивающего достаточное почвенное увлажнение; такой рельеф неудобен для земледелия. В качестве примера может служить восточная лёссовая часть горы с более мягким рельефом, на территории которой длительное время возделываются культурные растения. Здесь на уровне нижнего предела выделяемых нами поясов не сохранились даже фрагменты древесной растительности.

Своеобразие флоры горы Ходжамумин подчеркивается наличием как травянистых, так и древесных мезофильных видов, относящихся к комплексу лесных (чернолесных). Это свидетельствует о широком участии в растительном покрове в прошлом группировок чернолесья, в настоящее время представленных в верхней полосе пояса шибляка и в арчевниках.

До активного воздействия человека на растительный покров Южного Таджикистана здесь значительно богаче была представлена лесная растительность, сохранившаяся в настоящее время лишь отдельными фрагментами на некоторых поднятиях Южно-Таджикской депрессии и наиболее хорошо развитая на горе Ходжамумин.

Наличие сорных группировок из *Silybum marianum* (L.) Gaertn. и присутствие *Centaurea squarrosa* Willd. указывают не только на усиленный выпас скота, но и на использование территории горы под сельскохозяйственные культуры. Кроме того, для местных жителей она является единственным местом отдыха.

Учитывая своеобразие флоры и растительности горы Ходжамумин и то, что здесь нельзя закрыть промышленную добычу соли, необходимо разработать комплексные мероприятия по охране этого уникального памятника природы.

ЛИТЕРАТУРА

Борнеман Б. А. Соляные месторождения Кулябского района. — Тр. Таджикско-Памирской экспед. 1933 г., 1935, вып. 24, с. 103—108. — *Владимиров В. Н.* Климат. — В кн.: Атлас Таджикской Советской социалистической республики. Душанбе; Москва: ГУГК, 1968, с. 53. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976, с. 60. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Леонтьева Р. С.* Почвы. — В кн.: Атлас Таджикской Советской социалистической республики. Душанбе; Москва: ГУГК, 1968, с. 93—96. — *Овчинников П. Н.* Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 9—20. — *Селиванов Р. И.* В горах и долинах Таджикистана. Душанбе: Таджгосиздат, 1962. 165 с. — *Чедия О. К., Трофимов А. К.* Особенности новейшего развития структурных форм Таджистана. — В кн.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. Душанбе: Таджгосиздат, 1962. 215 с. — *Чукавина А. П., Шмелева Г. А.* К флоре карстовых водоемов горы Ходжамумин (Южный Таджикистан). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1305—1308. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П.* Очерк флоры и растительности ялтинского горно-лесного государственного заповедника. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1430—1439.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 12 VI 1984.

УДК 582 : 381.2 (474.5)

Бот. журн., т. 70, № 5

И. И. Науялис

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПЛАУНОВ В ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНЯКАХ ЛИТВЫ

I. I. NAUYALIS, GROWTH PATTERN OF CLUB MOSSES IN THE LICHEN PINE FORESTS OF LITHUANIA

В лишайниковых сосняках Литвы характерной формой роста трех видов плаунов являются «ведьмины кольца». Изучена структура ведьминых колец плаунов, в наружной части круга выделено шесть концентрических последовательных зон.

В Литовской ССР произрастает 6 видов плаунов, три из них — плаун булавовидный *Lycopodium clavatum* L.,[1] дифазиум уплощенный *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. и дифазиум трехколосковый *D. tristachyum* (Pursh) Rothm. — характерные растения сосновых боров, расположенных на песчаных почвах низкого плодородия. В таких условиях все упомянутые виды образуют хорошо выраженные «ведьмины круги», или «ведьмины кольца». Под ведьмиными кольцами плаунов подразумеваются специфические фитообразования, имеющие в горизонтальной плоскости округлые, овальные или вееровидные очертания. Они возникают в результате центробежного вегетативного разрастания значительного числа побегов или корневищ из одной исходной точки и отмирания их в центральной части. В итоге образуются полностью или не полностью замкнутые, выпуклые по отношению к месту появления проростков.

---

[1] Названия высших растений приведены по «Флоре европейской части СССР» (1974).

передвигающиеся в пространстве с неодинаковой скоростью различной ширины полосы или кольца живых наземных побегов. Несмотря на некоторую неопределенность понятия «ведьмино кольцо», этот термин довольно широко употребляется в биологической литературе, особенно микологами, и правомерно, так как многие виды грибов в определенных условиях образуют ведьмины кольца большего или меньшего размера, а классическим в этом отношении видом специалисты считают луговой опенок *Marasmius oreades* (Bolt.) Fr. (Norstadt e. a., 1973; Мелик-Хачатрян, 1976).

Среди сосудистых растений сходным признаком обладают плауны. Вот факты, подтверждающие это. Во-первых, образование ведьминых колец отмечено у многих видов плаунов, произрастающих в умеренных широтах и имеющих ползучие побеги, например у ликоподиеллы заливаемой *Lycopodiella inundata* (L.) Holub (Филин, 1978), у плауна годичного *Lycopodium annotinum* L. на ранних стадиях формирования клона (Селиванова-Городкова, 1968), у плауна неясного *L. obscurum* L. (Stone, Thorp, 1971) и у видов, упоминавшихся выше. Во-вторых, способность к формированию ведьминого кольца сохраняется у вида в различных условиях, т. е. является, вероятно, генетически закрепленным признаком. Так, образование ведьминых колец *Diphasium complanatum* отмечено в нашей стране (Саркисова-Федорова, 1929; Федоров, 1966), Финляндии (Oinonen, 1968), Голландии (Soest, 1964), США (Stone, Thorp, 1971), Польше (Pacyna, 1972a). Другие авторы (Плотников, 1979) таких особенностей роста этого вида плауна не отмечают. Не останавливаясь здесь на причинах формирования ведьминых колец, нужно сказать, что такая своеобразная форма роста дает растениям немало преимуществ адаптивного характера. Передвижение в пространстве позволяет достаточно быстро «перескакивать» менее благоприятные участки и усваивать новые, неиспользованные питательные ресурсы; кроме того, исключается возможное неблагоприятное влияние собственных метаболитов, а концентрация значительного количества фитомассы в одном месте существенно повышает конкурентную способность растений.

A. S. Watt (1947) и особенно Ал. А. Федоров (1966) приводят множество примеров кольцеобразного и кругового роста самых различных жизненных форм, но, по-видимому, это чаще всего только «круговины», которые иногда в результате старения или по каким-то невыясненным причинам приобретают лишь некоторые черты ведьминых колец. Настоящие ведьмины кольца среди сосудистых растений в природе, видимо, встречаются редко, или их не всегда можно легко опознать в сомкнутых фитоценозах в связи с рано наступающей фрагментацией. Ведьмины кольца плаунов очень резко выделяются в наземном покрове сосновых боров и оказывают существенное влияние на мозаичность растительного покрова. О. В. Саркисова-Федорова (1929) считает, что они способствуют семенному размножению сосны и других древесных пород. В отечественной литературе факты образования ведьминых колец высшими растениями освещены очень слабо (Федоров, 1966). В связи с этим была предпринята попытка изучить особенности роста плаунов в сосновых борах, уделяя особое внимание структуре образуемых ими ведьминых колец.

Материал и методика

Полевые материалы собраны в лесах Перлояйского лесничества (Варенский р-н, ЛитССР). На территории лесничества преобладают относительно молодые (максимальный возраст древостоя не превышает 70 лет) сосняки лишайниковые и зеленомошники, расположенные на глубоких песках. При изучении особенностей роста плаунов были использованы следующие методические приемы:

1. С целью установления общих закономерностей распространения плаунов проводили маршрутные наблюдения по кварталам леса на общей площади 2471 га. Дополнительно обследовали несколько кварталов сосняка черничника, где в древостое преобладала сосна обыкновенная в возрасте 120—150 лет.

2. Для более детальных исследований в различных местах было выбрано по одному хорошо сформировавшемуся, полностью замкнутому ведьминому

кольцу трех видов плаунов. Максимальный диаметр кольца у *L. clavatum* — 8, у *D. complanatum* — 15, у *D. tristachyum* — 32 м (это самое большое по диаметру кольцо из всех обнаруженных нами).

3. Исследованные участки (в пределах четверти или всего кольца) разбивали на площади по 1 м². На размеченных площадях проводили картирование расположения границ наземных побегов плаунов в наружной и центральной частях кольца на карты-схемы масштаба 1 : 20. При этом визуально выделяли хорошо различающиеся разновозрастные и функционально неравноценные участки (зоны) развития колец. В пределах каждой зоны и в центральной части кольца в пятикратной повторности закладывали площадки размером 20×20 см, на которых учитывали численность наземных ортотропных побегов, их длину и возрастной уровень, а также особенности размещения плагиотропных побегов.

Кроме того, на других картах-схемах того же масштаба проводили картирование системы подземных плагиотропных побегов плаунов, что давало возможность выяснить объем и расположение особи и отдельных ее участков в отношении передвигающейся полосы ведьминых колец. Как это принято в онтогенетически-ценопопуляционных исследованиях, под особью мы понимали морфологически и физиологически целостные непрерывные образования («Ценопопуляции растений», 1976). В связи с этим раскапывали, нумеровали, обмеряли и гербаризировали принадлежащие одной особи подземные и наземные побеги плаунов (у *D. complanatum* и *D. tristachyum* обработано по одной, а для *L. clavatum* — пять особей). Подробные материалы, касающиеся этой части работы, будут представлены в следующей статье.

Результаты исследования и их обсуждение

Краткие сведения о морфологии спорофита плаунов. Исследуемые виды плаунов — многолетние травянистые вегетативноподвижные растения с четко выраженными плагиотропными наземными (*L. clavatum*) или подземными (*D. complanatum* и *D. tristachyum*) побегами неограниченного роста, от которых отходят ортотропные побеги ограниченного роста. При неравнодихотомическом ветвлении плагиотропных побегов возникает главная ось, от которой время от времени поочередно то вправо, то влево отходят также неограниченного роста боковые плагиотропные побеги второго и последующих порядков. Теоретически процесс ветвления ничем не ограничен, и поэтому жизнеспособная особь плауна представляет собой сложную систему многочисленных и до определенного времени взаимосвязанных плагиотропных побегов различного порядка ветвления. Например, одна из особей *D. tristachyum* размещалась на площади примерно в 17—18 м² и имела в апикальной части 107 активно растущих плагиотропных побегов. У ортотропных побегов в свою очередь отчетливо выделяются скелетная ось и отходящие от нее теломные веточки характерной для разных видов структуры. На этих побегах возникают и спороносные органы. После спороношения ортотропные побеги отмирают. С известного возраста у плаунов новые побеги возникают только в апикальной части спорофита, а базальная часть постепенно отмирает и разрушается. При этом боковые плагиотропные побеги отделяются и продолжают существовать как самостоятельные растения.

Происхождение и численность ведьминых колец плаунов. Во время маршрутных исследований было обнаружено 43 обособленных скопления зарослей плаунов (средняя численность — 0.17 на га). Каждое такое скопление мы считаем клоном спорового происхождения, возникшим при дальнейшем вегетативном разрастании одной или нескольких генетически равноценных особей, хотя в этом, по-видимому, не всегда можно быть уверенным. Во-первых, заростки плаунов в природе в благоприятных условиях растут многочисленными группами (Bruce, Beitel, 1979), поэтому не исключено, что при одновременном развитии нескольких заростков дать начало заросли плаунов могут совершенно разные особи. Во-вторых, на одном заростке развивается несколько архегониев (Pacyna, 1972b), которые при оплодотворении разными сперматозоидами могут дать начало генетически неравноценным особям. Однако в наших исследованиях это решающего значения не имеет.

О споровом происхождении клонов свидетельствуют в основном три факта. Во-первых, относительная молодость изученных лесов, бо́льшую часть которых составляют посадки на месте бывших пустырей и песков. H. Bruchmann (1898, цит. по: Oinonen, 1968), основываясь на своих наблюдениях, утверждал, что появление клонов плаунов из спор происходит в основном при нарушениях почвенного покрова, особенно при посадке леса. Во-вторых, наблюдалась тенденция приуроченности клонов бо́льших размеров (а их диаметр колебался от 2 до 17 м) к более зрелым участкам леса. В-третьих, имеется прямая зависимость (коэффициент корреляции $r=0.93$) между числом клонов и общей площадью, занимаемой древостоем соответствующего класса возраста, на которой встречены клоны, а это возможно только при споровом происхождении зарослей плаунов.

В видовом отношении распределение клонов плаунов было следующим: 32 сформированы *L. clavatum*, 6 — *D. complanatum*, 3 — *L. annotinum* и 2 — *D. tristachyum*. За исключением трех совсем молодых клонов *L. clavatum* (в расчет не берется *L. annotinum*, не формирующий на обследованной территории ведьминых колец), конфигурация зарослей по распределению наземных побегов в горизонтальном направлении была типичной для ведьминого кольца. Как показывают наши наблюдения, в более спелых лесах визуально различимые ведьмины кольца обнаруживаются реже из-за фрагментации клона с возрастом на отдельные части. Это отмечает и E. Oinonen (1968) для лесов Финляндии, хотя и в таких условиях, видимо, не исключено возникновение вторичных ведьминых колец при соответствующем разрастании фрагментов. Таким образом, можно считать, что ведьмино кольцо представляет собой характерную форму роста на определенном, достаточно длительном этапе жизненного цикла плаунов.

Морфологическая структура ведьминых колец плаунов. В пространственно-временной структуре ведьминых колец плаунов отчетливо выделяются две неравноценные во многих отношениях части — наружная и центральная (рис. 1). Наружная часть — это в функциональном отношении наиболее активная область кольца, упорядоченная определенным образом полоса, состоящая из живых побегов и передвигающаяся в пространстве только в одном направлении — на еще не освоенную территорию. Наземные границы полосы, как внешние, так и внутренние, всегда отчетливы и ясны. Наземная внешняя граница наружной части кольца представляет собой сильно извилистую линию, обозначенную появлением на дневной поверхности молодых ортотропных побегов. Извилистость и степень выраженности внешней границы кольца определяют в основном две причины: неодинаковая скорость роста и развития апикальных плагиотропных побегов на разных микроучастках кольца и соответствие осваиваемой территории биологическим потребностям плауна. Подземная внешняя граница наружной части кольца у дифазиумов не совпадает с наземной, она продвинута за пределы последней в среднем на 20—30 см и тоже представляет собой достаточно извилистую линию центробежно передвигающихся, осваивающих новую территорию молодых плагиотропных побегов.

Внутреннюю границу наружной части кольца обозначает совокупность отмирающих или полностью отмерших ортотропных побегов. Обычно это более или менее широкая полоса подстилки и почвы, на которой полностью отсутствуют какие-либо высшие растения и лишайники: поверхность ее покрыта разлагающимися остатками ортотропных побегов плаунов. Подземные плагиотропные побеги при этом не прекращают функционировать. В сосняках зеленомошниках такие участки, как правило, быстро заселяются мхами, и в таком случае именно плотный ковер из мхов вперемежку с отмершими ортотропными побегами и составляет внутреннюю границу наружной части кольца.

В наружной части кольца по направлению от внешней к внутренней его границе визуально выделяются отчетливые последовательные структурно и функционально неравноценные концентрические зоны (рис. 1), формирующиеся за счет скопления разновозрастных плагиотропных побегов в одном месте. E. Stone и L. Thorp (1971) при изучении влияния ведьминых колец плаунов

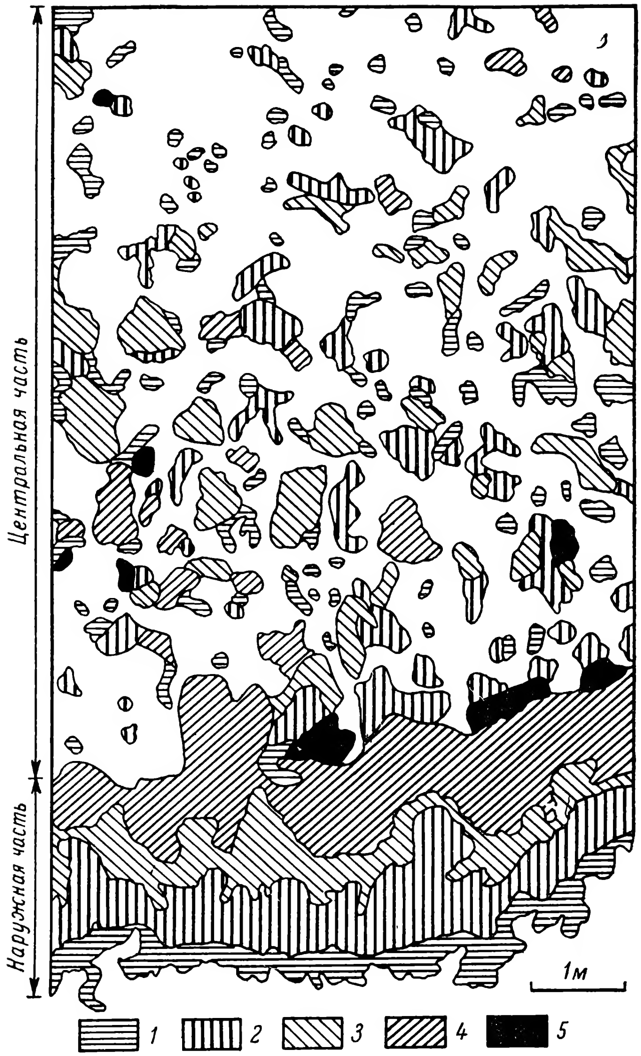


Рис. 1. Горизонтальная структура одного из участков «ведьминого кольца» *Diphasium tristachyum.*

Зоны: *1* — формирования, *2* — зрелая стерильная, *3* — зрелая фертильная, *4* — частичной деградации, *5* — окончательной деградации. *Незаштрихованные* участки в основном покрыты мхами.

на почвенный покров у *D. tristachyum* выделили, но не описали четыре зоны: наступления (advancing), молодую спороносящую (new fruiting), старую спороносящую (old fruiting) и отмирающую (dying). Большее или меньшее число зон со сходными функциями под разными названиями также выделяют разные исследователи (Watt, 1947; Шорина, 1981), изучающие строение зарослей орляка обыкновенного *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken. Другие авторы (Kowalkowski e. a., 1981) при описании ведьминых колец, образованных грибами в степях, также выделяют зоны и обозначают их цифрами от 0 до 4. Мы сочли необходимым и возможным выделить шесть зон: наступления (*Н*), формирования (*Ф*), зрелую стерильную (*ЗС*), зрелую фертильную (*ЗФ*), частичной деградации (*ЧД*) и окончательной деградации (*ОД*). Названия зон отражают их функционально-структурную принадлежность, а все вместе взятые они составляют динамический центр активного фитоценотического воздействия ведьминого кольца на среду. Объективными критериями выделения зон является целый ряд количественных и качественных показателей наземной (рис. 2 и 3) и подземной (рис. 4) сфер. Основными из них можно считать возрастной уровень зоны, степень заполненности плагиотропными побегами почвы или наземного

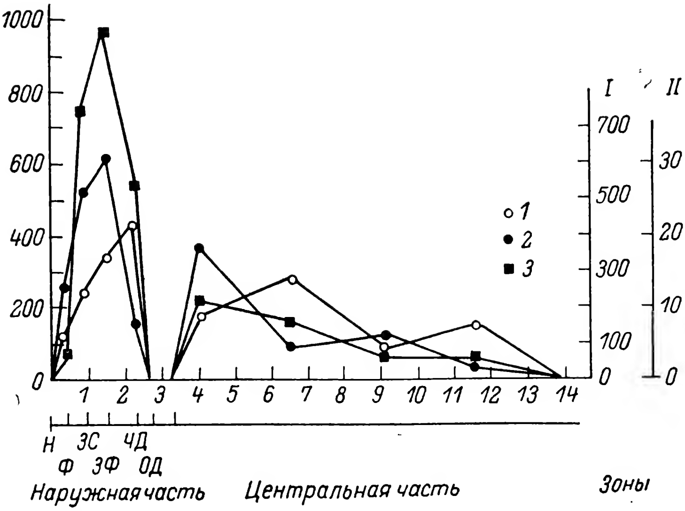


Рис. 2. Изменение длины (*1*), численности (*2*) и фитомассы (*3*) (воздушно-сухой вес) ортотропных побегов *Diphasium tristachyum* в наружной и центральной частях ведьминого кольца.

По оси абсцисс — расстояние, м; *по оси ординат* — фитомасса, г/м² (*слева*), численность n, м² (*I*, *справа*); длина, см (*II*, *справа*). Обозначения в тексте.

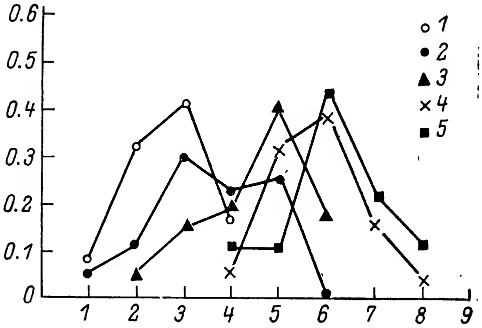


Рис. 3. Частота встречаемости ортотропных побегов различного возрастного уровня *Diphasium tristachyum* в пределах ведьминого кольца.

По оси абсцисс — число теломных веточек на ортотропных побегах, *по оси ординат* — частота встречаемости; зоны: *1* — *Ф*, *3* — *ЗС*, *4* — *ЗФ*, *5* — *ЧД*, *2* — центральная часть кольца.

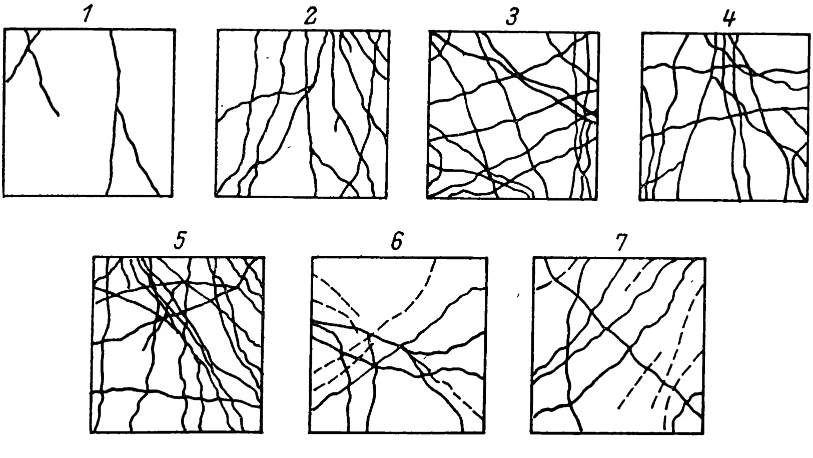


Рис. 4. Особенности расположения подземных плагиотропных побегов *Diphasium tristachyum* на различных участках ведьминого кольца. Размер площадок 20×20 см.

1—*5* — зоны наружной части кольца (*1* — *Н*, *2* — *Ф*, *3* — *ЗС*, *4* — *ЗФ*, *5* — *ЧД*); *6*, *7* — центральная часть кольца; *прерывистой линией* показаны разлагающиеся побеги.

пространства, численность и фитомассу ортотропных побегов, их высоту и т. д. О возрастном уровне зоны судили по степени развития и числу теломных веточек на ортотропных побегах.

Зона *Н* характеризует освоение плагиотропными побегами плаунов новых для них территорий. У ведьминых колец дифазиумов в этой зоне отмечаются только немногочисленные подземные плагиотропные побеги, расположенные на глубине 3—5 см (рис. 4). У *L. clavatum* в связи с отсутствием подземных побегов эта зона наименее отчетлива, в ее составе только наземные плагиотропные побеги.

В зоне *Ф* отражается становление полосы ведьминого кольца, связанное в первую очередь с достаточно резким увеличением присутствия плагиотропных побегов как на поверхности почвы, так и в подземной части, в основном на глубине 3—8 см (рис. 4). Кроме того, в наземной сфере появляются ортотропные побеги низкого возрастного уровня (как видно из рис. 3, у *D. tristachyum* это побеги, на которых изменяется число теломных веточек от 1 до 4).

В зоне *ЗС* наблюдается дальнейшее увеличение числа плагиотропных побегов. В связи с активными процессами ветвления их расположение принимает сетчатый характер (рис. 4, *3*). Как видно на примере *D. tristachyum* (рис. 2 и 3), в наземной сфере начинают преобладать ортотропные побеги с 5 теломными веточками и резко возрастают их численность, фитомасса и высота.

В подземной сфере зоны *ЗФ* характер размещения корневищ остается прежним. В наземной сфере наблюдается дальнейшее увеличение как возрастного уровня ортотропных побегов (рис. 3), так и их численности, фитомассы и высоты (рис. 2). Важнейший показатель зоны — появление спороносных побегов, которые составляют в среднем около 39 % от их общего числа. Вместе с тем уже появляются и первые признаки начальной деградации — пожелтение нижних теломных веточек.

В зоне *ЧД* процессы деградации начинают резко преобладать над новообразованиями. В связи с отмиранием части ортотропных побегов существенно снижаются их общая фитомасса и численность (рис. 2), на поверхность почвы откладываются значительные количества отмерших органов, что можно считать одной из предпосылок перехода в следующую зону.

В зоне *ОД* живые ортотропные и наземные плагиотропные побеги полностью отмирают, а корневища сохраняются, и, по-видимому, продолжают выполнять важную роль путей передачи и перераспределения необходимых для жизнедеятельности особи материальных ресурсов. Окончательный распад корневищ наблюдается только в глубине центральной части кольца. Например, у *D. tristachyum* разложившиеся главные оси были отмечены на расстоянии 3.5—4.0 м от внутренней границы наружной части кольца. В фитоценотическом отношении *ОД* — очень важная зона: вероятно, именно на таких открытых участках передвигающейся полосы происходит инвазия семенных растений в центральную часть кольца.

Важным показателем, определяющим масштабы фитоценотического давления зарослей плаунов, является ширина отдельных зон ведьминого кольца и всей передвигающейся полосы в целом. Как видно из таблицы, ширина зон — достаточно индивидуальный показатель каждого кольца. Общая ширина кольца во многом зависит от годичного прироста плагиотропных побегов. Именно влиянием этого фактора можно объяснить ширину кольца *L. clavatum*. Так, в 1983 г. у этого вида годовой прирост плагиотропных побегов достиг 82 см, в то время как у обоих видов дифазиума он не превысил 15 см у каждого. Кроме того, ширину зон и степень их выраженности во многом определяют фитоценотические условия, в частности густой подлесок из *Juniperus communis* L. подавляет формирование спороносных побегов. Можно предположить, что с возрастом общая ширина кольца должна увеличиваться до какой-то постоянной величины, отражающей равновесие процессов новообразования и отмирания.

Все пространство в глубь от внутренней границы наружного кольца мы считаем центральной частью ведьминого кольца. Характерной ее особенностью является то, что прежде она была покрыта побегами плауна и испытала на себе

Некоторые статистические показатели * ширины зон ведьминых колец плаунов

Вид	Зона	Ширина зоны, м **			
		M	σ	V, %	m_V, %
Diphasium complanatum	Н	0.46	0.23	50.0	10.7
	Ф	0.30	0.12	40.0	8.5
	ЗС	0.47	0.14	29.8	6.4
	ЗФ	0.35	0.21	60.0	12.8
	ЧД	0.85	0.37	43.5	9.3
	ОД	0.58	0.26	44.8	9.6
	Для всего кольца (по живым ортотропным побегам)	1.97	0.36	18.3	3.9
Diphasium tristachyum	Н	0.30	0.10	33.3	5.6
	Ф	0.23	0.08	34.8	5.8
	ЗС	0.44	0.21	47.7	8.0
	ЗФ	0.30	0.23	76.7	12.8
	ЧД	0.61	0.31	50.8	8.5
	ОД (не выражена)	—	—	—	—
	Для всего кольца (по живым ортотропным побегам)	1.55	0.61	39.4	6.6
Lycopodium clavatum	Н	0.32	0.05	15.6	4.9
	Ф	0.58	0.17	29.3	9.2
	ЗС	0.66	0.13	19.7	6.2
	ЗФ	0.42	0.19	45.2	14.1
	ЧД	0.39	0.07	17.9	5.6
	ОД	0.46	0.21	45.7	14.3
	Для всего кольца	2.84	0.56	19.7	6.2

* Число измерений для *Diphasium complanatum* — 11, *D. tristachyum* — 18, *Lycopodium clavatum* — 5.

** M — средняя арифметическая, σ — среднее квадратическое отклонение, V — коэффициент вариации, m_V — ошибка коэффициента вариации.

всестороннее их воздействие, в первую очередь связанное с существенными количественным и качественным изменениями состава питательных веществ в почве (Stone, Thorp, 1971). В центральной части кольца побеги плаунов распределены неравномерно, в связи с этим в ряде случаев кольца приобретают индивидуальные особенности, главными из которых являются следующие.

Во-первых, в центральной части кольца живые побеги плауна могут полностью отсутствовать. Это характерно для сравнительно молодых колец, центральная часть которых еще недавно была покрыта побегами плауна, например кольцо *L. clavatum*. Во-вторых, в центральной части кольца может происходить повторное освоение территории отделившимися от особей наружной части круга жизнеспособными плагиотропными побегами. В отличие от наружной части, где ортотропные побеги составляют определенным образом построенную сплошную полосу, в центральной части кольца эти же побеги объединены в пятна большего или меньшего размера и неопределенной конфигурации. Их число и площадь постепенно уменьшаются по направлению к сердцевине кольца (рис. 1). В целом же при передвижении в глубь центральной части кольца происходит уменьшение как фитомассы, так и численности ортотропных побегов плауна (рис. 2) и увеличивается количество отмерших разлагающихся подземных побегов (рис. 4). Выделение концентрических зон в центральной части кольца в большинстве случаев не представляется возможным. Об этом свидетельствует и характер распределения ортотропных побегов у *D. tristachyum* по возрастному уровню (рис. 3). У достаточно крупных и соответственно более старых колец сердцевина центральной части бывает полностью лишена каких-либо жизнеспособных побегов (кольцо *D. tristachyum*).

В единичных случаях при повторном освоении центральной части кольца отделившимися от наружной полосы плагиотропными побегами вновь возникает центробежно передвигающаяся полоса живых побегов плаунов, по своей структуре аналогичная наружной, только обычно менее широкая. В таких случаях кольца бывают как бы вставлены друг в друга. У *D. complanatum* выявлены три такие, следующие одна за другой полосы, средняя ширина которых, рассчитанная по живым ортотропным побегам, соответственно равна 1.97, 1.4 и 1.45 м. В этом случае внутренние полосы в отличие от наружной были полуоткрытыми с неотчетливо выраженными зонами *Ф* и *ЗФ*. По-видимому, такую сложную структуру ведьминого кольца предопределили фитоценотические условия, когда центральная его часть не испытала на себе инвазии со стороны мхов, что обычно происходит при центробежном передвижении наружной полосы. Однако определенного ответа на этот вопрос получить пока не удалось. В общих же чертах основные структурные особенности наружной и центральной частей ведьминых колец у различных видов плаунов совпадают.

Таким образом, наши исследования показали, что в относительно молодых сосновых лесах, сформировавшихся на бедных песчаных почвах, типичной формой роста клонов *L. clavatum*, *D. complanatum* и *D. tristachyum* являются ведьмины кольца. В пространственно-временной структуре ведьминых колец плаунов отчетливо выделяются наружная и центральная части, различающиеся между собой в функциональном, структурном и фитоценотическом отношениях.

В наружной части кольца выделены шесть последовательных концентрических зон, на основе анализа состава и распределения которых можно проводить изучение ведьминых колец плаунов как в статике, так и в динамике.

Связь между наружной и центральной частями ведьминых колец осуществляется отделившимися от наружной полосы жизнеспособными плагиотропными побегами, распределение которых, как правило, бывает хаотическим, хотя в единичных случаях в глубине центральной части они формируют вторичные центробежно передвигающиеся полосы.

ЛИТЕРАТУРА

Мелик-Хачатрян Д. Т. Сем. Трихоломовые, или рядовковые (*Tricholomataceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1976, с. 273—277. — *Плотников В. В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с. — *Саркисова-Федорова О. В.* К биологии плауна, *Lycopodium complanatum*, в покрове сосновых лесов и его лесоводственное значение. — Тр. по лесному опытному делу, 1929, т. 25, № 1, с. 25—31. — *Селиванова-Городкова Е. А.* Баранец — *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., наименование, морфология, биология и сравнение с плаунами. — Вопр. фармакогнозии, 1968, т. 26, № 5, с. 83—92. — *Федоров Ал. А.* «Круговины» (особенности роста некоторых растений). — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1620—1623. — *Филин В. Р.* Класс плауновые, или ликоподиопсиды (*Lycopodiopsida*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 104—112. — *Флора* европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 404 с. — *Ценопопуляции* растений. (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Шорина Н. И.* Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 213—232. — *Bruce J. G.*, *Beitel J. M.* A community of *Lycopodium gametophytes* in Michigan. — Amer. Fern J., 1979, vol. 69, N 2, p. 33—41. — *Kowalkowski A.*, *Pacyna A.*, *Hauke-Pacewiczowa T.*, *Trzcinska M.* Characteristic of soils and vegetation of a fairy ring in dry steppe of the Sant Valley. — Bul. Acad. Pol. Sci. Sér. Sc. de la Terre., 1981, vol. 28, N 2—3, p. 207—214. — *Norstadt F. A.*, *Frey C. R.*, *Sigg H.* Soil urease: paucity in the presence of the fairy ring fungus *Marasmius oreades* (Bolt.) Fr. — Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1973, vol. 37, N 5, p. 880—885. — *Oinonen E.* The size of *Lycopodium clavatum* L. and *L. annotinum* L. stands as compared to that of *L. complanatum* L. and *Pteridium aquilinum* (L.) Kuh. stands, the age of the tree stand and dates of fire, on the site. — Acta Forest. Fenn., 1968, N 87, p. 1—53. — *Pacyna A.* Biometrics and taxonomy of the polish species of the genus *Diphasium* Presl. — Fragm. Florist. et Geobot., 1972a, vol. 18, N 3—4, p. 255—297. — *Pacyna A.* Zarodniki i przedrosla widlaków. — Wiad. Bot., 1972b, vol. 16, N 1, p. 57—63. — *Soest J. L., van.* Estimation of the age of a fairy circle (*Lycopodium complanatum* L. var. *chamaecyparissus* (A. Br.) Doll.). — Acta Bot. Neer., 1964, N 13, p. 623. — *Stone E. L.*, *Thorp L.* Lycopodium fairy rings: effect on soil nutrient release. — Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1971, vol. 35, N 6, p. 991—997. — *Watt A. S.* Pattern and process in the plant community. — J. Ecol., 1947, vol. 35, N 1, p. 1—22.

Вильнюсский государственный университет.

Получено 17 IV 1984

УДК 581.21 : 581.11 : 581.162.1 Бот. журн., т. 70, № 5

И. Г. Завадская, Т. А. Антропова

ВЛИЯНИЕ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО ОБЕЗВОЖИВАНИЯ НА РЕПАРАЦИЮ ПОДАВЛЕННОГО НАГРЕВОМ ДВИЖЕНИЯ ПРОТОПЛАЗМЫ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

I. G. ZAVADSKAYA, T. A. ANTROPOVA. THE EFFECT OF PRELIMINARY DEHYDRATION UPON THE REPARATION OF PROTOPLASMIC STREAMING DEPRESSED BY HEATING IN LEAF CELLS OF HIGHER PLANTS

Под влиянием обезвоживания репараторная способность клеток нижней эпидермы листьев устойчивых и неустойчивых к засухе растений изменяется по-разному. У чувствительных к засухе растений (ячмень сорта Винер, пшеница сорта Диамант, *Commelina africana*, *Tradescantia albiflora*, *Danaë racemosa*) расширяется область температур, в пределах которой восстанавливается подавленное нагревом движение протоплазмы (репараторная зона) и возрастает скорость репарации. При этом у одних видов наблюдается усиление репараторной способности, если прогревать обезвоженные листья, у других — при нагреве листьев с устраненным водным дефицитом. У засухоустойчивых растений (ячмень сорта Краснодарский 2929, пшеница сорта Эритроспермум 841, *Ruscus aculeatus*) дегидратация не оказывает стимулирующего воздействия на способность клеток репарировать тепловое повреждение.

Репараторная способность клеток — один из важных компонентов их устойчивости к повреждающим агентам. На растительных объектах подробно исследована репарация одной из клеточных функций — движения протоплазмы, подавленного тепловым воздействием (Александров, 1975; Alexandrov, 1979). Большое значение для репарации имеют температурные условия выращивания, предшествующие тепловому повреждению. М. И. Лютова и И. Г. Завадская (1966) показали, что у пшеницы, гороха и традесканции, культивированных при 10°, зона температур 5-минутного нагрева, обратимо подавляющих движение протоплазмы, была меньше, чем у растений, которые содержались при 20 и 28°. И. С. Горбань (1974) обнаружила, что у растений *Zebrina pendula* Schnizl., выращенных при 25 и 30°, скорость репарации движения протоплазмы выше по сравнению с растениями, находящимися при 20°. Аналогичные результаты были получены и на *Tradescantia albiflora* Kunth, культивируемой при 19—26 и 9—15 °C (Горбань, 1979).

Повышение температуры окружающей среды часто сопровождается сухостью почвы, воздуха и водным дефицитом у растений. Как известно, водный дефицит оказывает мощное влияние на физиологические и биохимические процессы растительных клеток (см. сборник «The physiology and biochemistry of drought resistance in plant», 1981). В ранее опубликованных работах (Завадская, Денько, 1966; Фалькова, 1969; Тухтаев, 1976) показано, что в ответ на обезвоживание один из компонентов терморезистентности клеток — первичная теплоустойчивость — возрастает лишь у засухоустойчивых растений. У чувствительных к засухе видов первичная терморезистентность либо не изменяется, либо даже снижается.

Как реагирует на дегидратацию другой компонент теплоустойчивости клеток — репарация подавленных нагревом клеточных функций, мало изучено. Нам известны всего две работы, затрагивающие этот вопрос. L. Kappen и O. Lange (1968) исследовали влияние потери воды на 10—40 % отрезанными листьями *Commelina africana* L. на скорость репарации движения протоплазмы, остановленного 30-минутным нагревом. После теплового повреждения при 39—43 °C восстановление движения протоплазмы в листьях, дегидрированных перед нагревом, было слегка замедлено по сравнению с контролем, а после более глубокого повреждения (44—45°) у листьев, ранее обезвоженных, репарация происходила значительно быстрее, чем у необезвоженных. В работе 1977 г. Г. Т. Рахимов изучал влияние почвенной засухи (20 % от полной влагоемкости) на восстановление реакции Хилла, прекращенной нагревом в течение 1 ч при 45, 50 и 55 °C. В опыте использовали пустынные растения *Kochia prostrata* (L.) Schrad. subsp. *grisea* Pratov, *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn. Автор показал повышение теплоустойчивости реакции Хилла у растений, произрастающих на сухих почвах. Если судить по цифровым данным, улучшение репараторной способности при этом не наблюдалось.

В литературе отсутствуют сравнительные данные о влиянии дегидратации на репарацию клеточных функций, поврежденных нагревом, у близких видов растений разной засухоустойчивости.

Учитывая скудость сведений о действии дегидратации на способность клеток восстанавливать функцию после теплового повреждения, мы провели исследование влияния водного дефицита, предшествующего тепловому повреждению, на скорость репарации и на величину температурной зоны репарации движения протоплазмы, остановленного нагревом, у растений, различающихся по устойчивости к засухе.

Материал и методика

Объектами исследования служили следующие виды:

Устойчивые к засухе	Неустойчивые к засухе
Triticum aestivum L.	*Triticum aestivum* L.
сорт Эритроспермум 841	сорт Диамант
Hordeum vulgare L.	*Hordeum vulgare* L.
сорт Краснодарский 2929	сорт Винер
Ruscus aculeatus L.	*Commelina africana* L.
	Danaë racemosa (L.) Moench
	Tradescantia albiflora Kunth

Растения находились в оранжерее при 22—24 °С и естественном освещении, при относительной влажности воздуха 50 % и влажности почвы 70 % от полной влагоемкости. Злаки выращивали до появления 3-го листа, в опытах использовали закончившие рост вторые листья. У *Commelina africana* и *Tradescantia albiflora* в опыт брали 3—4-й лист от верхушки побега, а у *Danaë racemosa* и *Ruscus aculeatus* — кладодии из средней части веток. У всех растений изучали репараторную способность клеток нижней эпидермы листьев.

Обезвоживание листьев осуществляли двумя способами: 1) создавали почвенную засуху, прекращая полив на 5—7 дней; содержание воды в листьях за этот период снижалось на 30—40 %; 2) срезанные листья обезвоживали в течение 3—18 ч на воздухе при 20—25 °С. Потерю воды в листьях доводили до 20—52 % в зависимости от задачи конкретного опыта.

Оводненность листьев определяли высушиванием при 105 °С до постоянного веса и выражали в миллиграммах воды на 1 мг сух. веса.

Тепловому воздействию подвергали листья, не испытавшие обезвоживания — контроль, с водным дефицитом — варианты: а) подсушенные и б) почвенная засуха, в) через 24 ч после полива подвергнутых засухе растений или после выдерживания подсушенных срезанных листьев во влажной камере — отлив. У листьев последнего варианта опыта в течение суток восстанавливалось содержание воды до уровня, равного контрольному.

Перед прогревом листья всех вариантов опыта — контроль, подсушенные, почвенная засуха и отлив — разрезали на кусочки размером 4×7 мм. Часть из них нагревали в воде в течение 5 мин при заданной температуре и устанавливали минимальную температуру, способную подавлять движение протоплазмы. Затем другие кусочки листьев той же партии прогревали при более высоких температурах с интервалом в 1 °С и определяли максимальную температуру, после действия которой еще возможно восстановление движения протоплазмы.

Как показали наши эксперименты, высечки подсушенных листьев в течение 5-минутного прогрева поглощают от 1 (злаки) до 11 % воды, потерянной при дегидратации. Во всех вариантах опыта кусочки листьев после прогрева помещали во влажную камеру при комнатной температуре 20—22 °С на рассеянном свету. Через 1 ч в клетках подсушенных листьев всех исследованных видов полностью восстанавливалось исходное содержание воды. Ежедневно кусочки просматривали под микроскопом (объектив 90×, масляная иммерсия, апертура 1.30, окуляр 5×) и отмечали максимальную температуру нагрева, после которого движение протоплазмы возобновлялось хотя бы в одной клетке. Чем выше была температура нагрева, тем медленнее восстанавливалось движение протоплазмы. Наблюдения прекращали, когда протоплазма всех клеток коагулировала.

О способности движения протоплазмы репарировать после теплового повреждения судили по величине температурной репараторной зоны и по скорости репарации. Репараторная зона — разность между максимальной и минимальной температурами 5-минутного нагрева, обратимо подавляющего движение протоплазмы. Мерилом скорости репарации была принята величина, обратная времени, необходимому для восстановления движения протоплазмы.

Повторность определений была 9—18-кратной. Полученные результаты оценивали с помощью t-критерия для 95 %-ного уровня значимости.

Результаты и обсуждение

Данные определения зоны репарации представлены в табл. 1. У растений разных видов, не испытавших действия дегидратации (контроль), зона репарации движения протоплазмы при 5-минутном нагреве весьма различна. Наиболее узкая она у ячменя сорта Винер и у обоих сортов пшеницы, наиболее широкая — у *Ruscus aculeatus*. Связь между устойчивостью растений к засухе и величиной зоны репарации движения протоплазмы после нагрева не прослеживается.

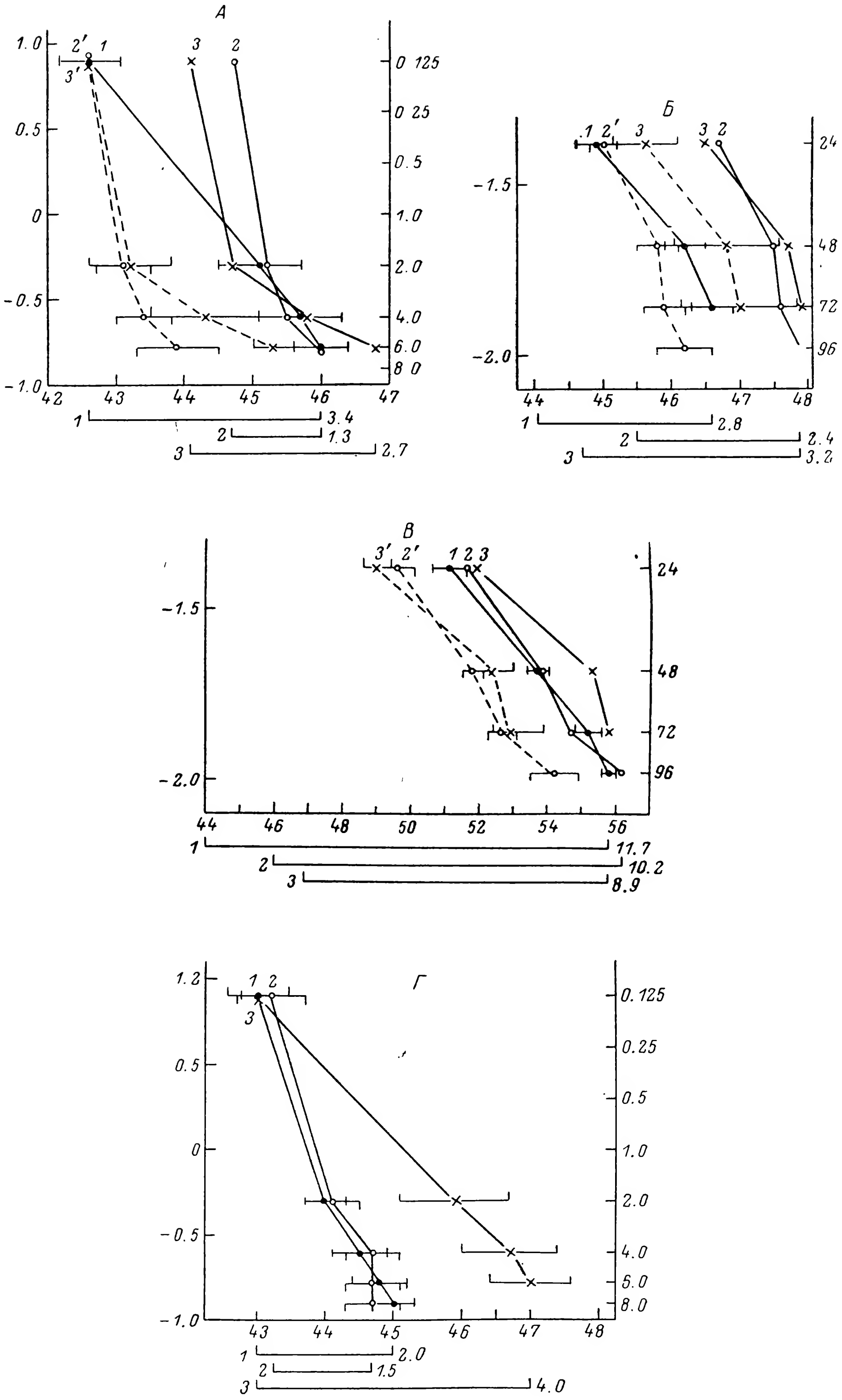
ТАБЛИЦА 1

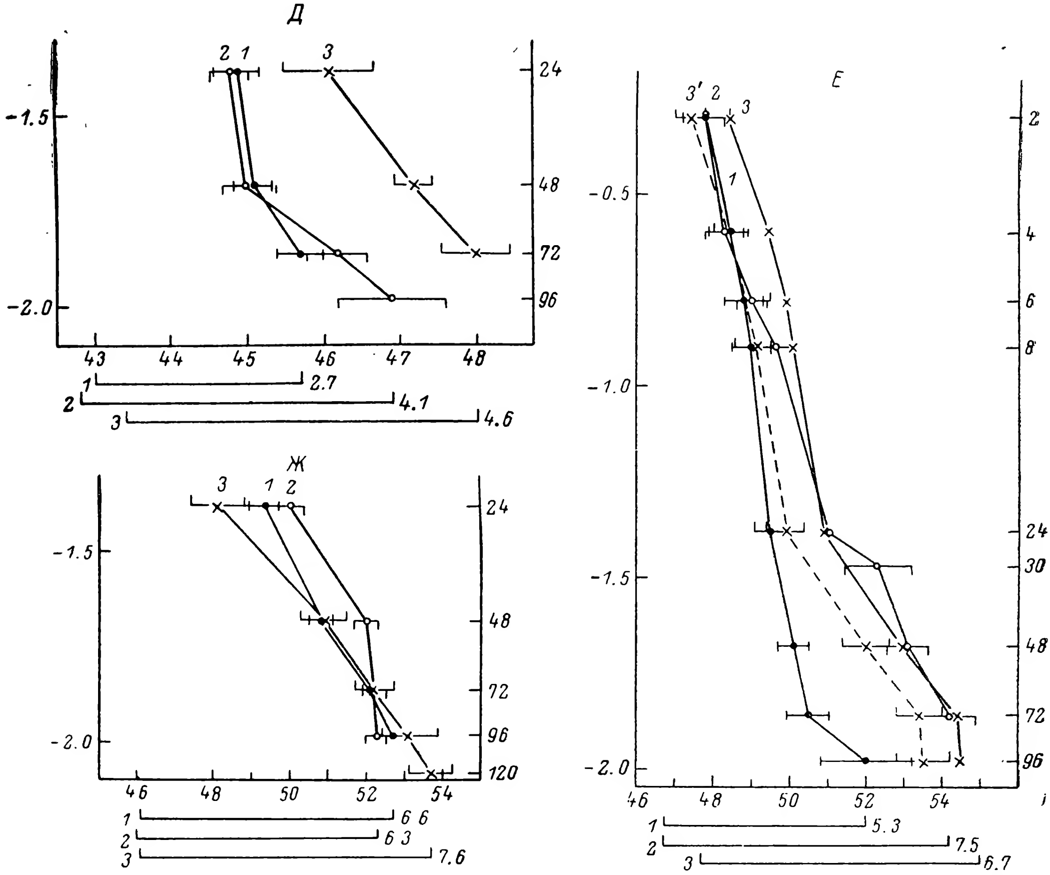
Зона репарации теплового повреждения функции движения протоплазмы эпидермальных клеток листьев высших растений

Вид, сорт	Вариант опыта	Потеря воды в листьях, %	Температура 5-минутного нагрева, обратимо подавляющего движение протоплазмы, °C		Зона репарации, °C
			минимальная	максимальная	
Triticum aestivum Сорт Эритроспермум 841 *	Контроль		43.8 ±0.1	46.6 ±0.1	2.8
	Почвенная засуха	40	45.5 ±0.2	47.9 ±0.2	2.4
	Отлив		44.7 ±0.2	47.9 ±0.5	3.2
Сорт Диамант	Контроль		43.0 ±0.1	45.7 ±0.2	2.7
	Почвенная засуха	40	42.8 ±0.2	46.9 ±0.3	4.1
	Отлив		43.4 ±0.2	48.0 ±0.4	4.6
Hordeum vulgare Сорт Краснодарский 2929 *	Контроль		42.6 ±0.2	46.0 ±0.2	3.4
	Почвенная засуха	35	44.7 ±0.2	46.0 ±0.3	1.3
	Отлив		44.1 ±0.2	46.8 ±0.3	2.7
Сорт Винер	Контроль		43.0 ±0.1	45.0 ±0.1	2.0
	Почвенная засуха	30	43.2 ±0.2	44.7 ±0.2	1.5
	Отлив		43.0 ±0.2	47.0 ±0.3	4.0
Ruscus aculeatus *	Контроль		44.0 ±0.2	55.7 ±0.1	11.7
	Подсушенные	29	46.0 ±0.2	56.2 ±0.3	10.2
	Отлив		46.9 ±0.3	55.8 ±0.2	8.9
Danaë racemosa	Контроль		46.0 ±0.4	52.6 ±0.5	6.6
	Подсушенные	20	46.0 ±0.4	52.3 ±0.2	6.3
	Отлив		46.0 ±0.8	53.6 ±0.5	7.6
Commelina africana	Контроль		46.7 ±0.1	52.0 ±0.2	5.3
	Почвенная засуха	27	46.7 ±0.2	54.2 ±0.3	7.5
	Отлив		47.7 ±0.2	54.4 ±0.2	6.7
Tradescantia albiflora	Контроль		45.9 ±0.2	52.1 ±0.3	6.2
	Почвенная засуха	38	45.0 ±0.1	53.1 ±0.2	8.1
	Отлив		46.3 ±0.2	53.9 ±0.2	7.6

* Засухоустойчивые растения.

Влияние предварительного обезвоживания (при потере воды на 40 %) на способность клеток справиться с тепловым повреждением у исследованных растений неодинаково. Зона репарации у клеток устойчивых к засухе растений либо не изменяется (пшеница сорта Эритроспермум 841), либо даже сокращается (ячмень сорта Краснодарский 2929, *R. aculeatus*).


А
1.0
0.5
0
-0.5
-1.0
42 43 44 45 46 47
0 125
0 25
0.5
1.0
2.0
4.0
6.0
8 0
2′ 1 3 2
3′
1 3.4
2 1.3
3 2.7
Б
-1.5
-2.0
44 45 46 47 48
24
48
72
96
1 2′ 3 3 2
1 2.8
2 2.4
3 3.2
В
-1.5
-2.0
44 46 48 50 52 54 56
24
48
72
96
3′ 2′ 1 2 3
1 11.7
2 10.2
3 8.9
Г
1.2
0.5
0
-0.5
-1.0
43 44 45 46 47 48
0.125
0.25
0.5
1.0
2.0
4.0
6.0
8.0
1 2
3
1 2.0
2 1.5
3 4.0



Скорость восстановления движения протоплазмы в клетках нижней эпидермы листьев устойчивых и не устойчивых к засухе растений в зависимости от температуры 5-минутного нагрева.

По оси абсцисс — температура 5-минутного нагрева (°С), *по оси ординат слева* — логарифмы скорости восстановления движения протоплазмы; *справа* — сроки восстановления движения протоплазмы, ч; *1* — контроль; *2* — листья, прогретые при водном дефиците в клетках; *3* — листья, прогретые после устранения водного дефицита; *2'* и *3'* — те же кривые сдвинуты влево на величину, соответствующую превышению теплоустойчивости клеток в ответ на дегидратацию по сравнению с контрольными листьями. *Горизонтальные линии на кривых* — доверительные границы; *горизонтальные линии внизу* под осью абсцисс — зона репарации вариантов 1, 2 и 3 (°С). *А* — ячмень сорта Краснодарский 2929, *Б* — пшеница сорта Эритроспермум 841, *В* — *Ruscus aculeatus* (засухоустойчивые растения), *Г* — ячмень сорта Винер, *Д* — пшеница сорта Диамант, *Е* — *Commelina africana*, *Ж* — *Danaë racemosa* (*Г*—*Ж* — не устойчивые к засухе растения).

У всех изученных нами не устойчивых к засухе растений при прогреве через 24 ч после устранения водного дефицита зона репарации расширяется в сторону высоких температур. Этот же эффект наблюдался у пшеницы сорта Диамант, *Commelina africana* и *Tradescantia albiflora*, если прогревали высечки листьев при наличии водного дефицита в клетках. У ячменя сорта Винер и *Danaë racemosa* зона репарации при этом не увеличивалась.

Таким образом, из табл. 1 следует, что предварительное обезвоживание увеличивает зону репарации движения протоплазмы, подавленного 5-минутным нагревом, лишь у чувствительных к засухе растений.

Далее исследовали скорость репарации движения протоплазмы, остановленного нагревом. Данные изображены графически. Судя по положению кривых *2* и *3* (см. рисунок, *А*—*В*), у засухоустойчивых растений в клетках, претерпевших перед нагревом дегидратацию, наблюдалась более высокая скорость репарации. После нагрева при одинаковой температуре возобновление движения протоплазмы у этих растений происходило быстрее, чем у контрольных (кривые *1*). Такое ускорение наблюдалось у всех засухоустойчивых растений, если тепловое воздействие производилось после устранения водного дефицита, а у пшеницы сорта Эритроспермум 841 процесс ускорялся как после прогрева клеток с водным дефицитом, так и после устранения его. Однако обезвоживание вызывало у стойких к засухе растений подъем первичной теплоустойчивости движения протоплазмы (табл. 1), поэтому для реальной оценки разницы в скорости репарации при одинаковой глубине угнетения функции кривые *2* и *3*, относящиеся к вариантам, испытавшим обезвоживание, следует сдвинуть в сторону более низких температур на величину, соответствующую повышению первичной теплоустойчивости: у ячменя сорта Краснодарский 2929 на 2.1 и 1.5 °С, у пшеницы сорта Эритроспермум 841 — на 1.7 и 0.9°, у *Ruscus aculeatus* — на 2.0 и 2.9 °С (см. рисунок, *А—В*, кривые *2'* и *3'*). После такого преобразования видно, что скорость восстановления функции движения протоплазмы клеток засухоустойчивых растений, получивших сходное по глубине тепловое повреждение, в действительности ниже у предварительно обезвоженных вариантов.

Иное наблюдалось у чувствительных к засухе растений. После обезвоживания на 20—40 % у всех исследованных видов мы наблюдали увеличение скорости репарации движения протоплазмы, но имели место некоторые особенности в ходе этого процесса у разных видов. У ячменя сорта Винер и пшеницы сорта Диамант ускорение репарации происходило в клетках листьев, которые прогревали после устранения водного дефицита (см. рисунок, *Г*, *Д*, кривые *3*). У *Commelina africana* (см. рисунок, *Е*, кривые *2* и *3'*) видна активизация процесса независимо от того, прогревались ли листья во время водного дефицита в клетках или после его устранения. У этого вида в ответ на обезвоживание первичная теплоустойчивость не повышалась. Однако было обнаружено, что терморезистентность возрастала через сутки после устранения водного стресса. Ранее такой эффект у мезофитов мы не наблюдали. У *Danaë racemosa* (см. рисунок, *Ж*, кривая *2*) скорость репарации увеличивалась только в клетках листьев, прогретых при наличии водного дефицита.

Таким образом, у не устойчивых к засухе растений под влиянием обезвоживания, предшествующего тепловому повреждению, ускорялся процесс репарации движения протоплазмы, но у большинства видов только в тех случаях, когда высечки прогревались после устранения в них водного дефицита.

Приведенные результаты опытов получены на клетках, подвергнутых перед нагревом умеренному обезвоживанию. Представляло интерес проверить влияние на репараторную способность клеток более глубокой дегидратации. Для этой цели использовали ячмень сортов Краснодарский 2929 и Винер. Срезанные листья подсушивали в течение 6—18 ч, потерю воды доводили у сорта Винер до 22—24 и 43 %, у сорта Краснодарский 2929 — до 20—30 и 52 %. Результаты представлены в табл. 2. Оказалось, что у засухоустойчивого сорта Краснодарский 2929 первичная теплоустойчивость повысилась на одинаковую величину в ответ как на слабое, так и на сильное подсушивание. Зона же репарации по сравнению с контролем в обоих случаях не изменилась. При обезвоживании на корню, т. е. при более длительном воздействии дегидратации (35 % потери воды), первичная теплоустойчивость также повысилась, а зона репарации сузилась (см. табл. 1).

Совершенно иной результат был получен у сорта Винер. Здесь, несмотря на то что первичная теплоустойчивость не изменялась в зависимости от степени высушивания, способность к репарации в значительной мере зависела от глубины обезвоживания перед нагревом. Так, после дегидратации листьев на 43 % увеличение зоны репарации составляло всего 0.8 °С по сравнению с контролем (с 3.0 до 3.8 °С), а слабое обезвоживание на 22—24 % вызывало резкую стимуляцию репараторного процесса, зона репарации в этом случае возрастала с 3.0 до 6.0 °С, т. е. в 2 раза превышала таковую в контроле. Оказалось, что при высушивании срезанных листьев увеличение зоны репарации происходило как при нагреве листьев с водным дефицитом, так и при прогреве клеток с устраненным водным дефицитом.

Опыты показали: 1) первичная теплоустойчивость в ответ на дегидратацию возрастала лишь у засухоустойчивого сорта независимо от способа дегидратации — на корню или срезанных листьев; 2) степень и длительность обезвоживания не влияла на репараторную способность клеток засухоустойчивого сорта; у неустойчивого способность к репарации теплового повреждения увеличивалась лишь после слабой и средней степеней обезвоживания, полученного расте-

ТАБЛИЦА 2

Влияние степени предварительного подсушивания листьев на зону репарации движения протоплазмы, подавленного 5-минутным нагревом, в клетках ячменя

Вариант опыта	Сорт Винер			Вариант опыта	Сорт Краснодарский 2929		
	температура 5-минутного нагрева, обратимо подавляющего движение протоплазмы, °С		зона репарации, °С		температура 5-минутного нагрева, обратимо подавляющего движение протоплазмы, °С		зона репарации, °С
	минимальная	максимальная			минимальная	максимальная	
Контроль	43.0±0.1	46.0±0.1	3.0	Контроль	42.9±0.1	45.4±0.15	2.5
Подсушенный на 22—24%	42.6±0.2	48.6±0.2	6.0	Подсушенный на 20—30%	44.7±0.1	46.4±0.15	1.7
Отлив	42.8±0.1	48.2±0.2	5.4	Отлив	44.3±0.1	46.4±0.2	2.1
Подсушенный на 43%	43.0±0.2	46.8±0.2	3.8	Подсушенный на 52%	44.7±0.2	47.0±0.2	2.3
Отлив	43.0±0.1	46.8±0.1	3.8	Отлив	44.7±0.1	47.0±0.2	2.3

ниями перед нагревом, а после глубокого и быстрого обезвоживания способность к репарации резко снижалась.

Результаты наших опытов сходны с данными других авторов. Kappen и Lange (1968), так же как и мы, наблюдали в клетках листьев *Commelina africana* значительно большую скорость возобновления движения протоплазмы, остановленного нагревом при высоких температурах (44.0—45.0°С), у дегидрированных листьев по сравнению с контрольными. При более низких температурах (39—43 °С) авторы наблюдали незначительное замедление репарации у предварительно обезвоженных листьев. В наших опытах после дегидратации листьев и прогрева при невысоких температурах ускорение репарации также не наблюдалось, хотя не происходило и замедления.

Полученные нами данные, а также результаты опытов Kappen и Lange (1968) и Рахимова (1977) показывают, что у стойких и не устойчивых к засухе растений, претерпевших дегидратацию, реакция на высокую температуру неодинакова. Ранее было установлено, что у засухоустойчивых растений в ответ на дегидратацию повышается первичная теплоустойчивость многих клеточных функций: движения протоплазмы (Завадская, Денько, 1966, 1968, 1977; Завадская, Шухтина, 1971, 1974; Завадская, Антропова, 1981, 1983; Фалькова, 1969, 1973, 1975), полупроницаемости мембран (Тухтаев, 1976, 1977, 1978; Завадская, Антропова, 1983), фотосинтетического аппарата (Forseth, Ehleringer, 1982), реакции Хилла (Рахимов, 1977). У чувствительных к засухе растений при дегидратации терморезистентность этих функций не увеличивается. Вместе с тем способность к восстановлению поврежденных нагревом функций у засухоустойчивых растений под влиянием дегидратации не усиливается, а у чувствительных к обезвоживанию видов репараторная способность клеток улучшается.

Таким образом, у двух групп растений, устойчивых и не устойчивых к засухе, обнаружена разная реакция на тепловое воздействие после дегидратации как первичной теплоустойчивости, так и репараторной способности клеток. Чтобы понять биологическое значение обнаруженного явления, необходимы дальнейшие исследования способности восстановления поврежденной функции клеток листьев, не отделенных от растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Горбань И. С.* Изменение репараторных свойств растительных клеток под влиянием нагревов при различной температуре. — В кн.: Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки, 1974, вып. 16, с. 325—326. — *Горбань И. С.* Влияние температуры содержания растений на репараторную способность клеток. — Цитология, 1979, т. 21, № 8, с. 921—926. — *Завадская И. Г., Антропова Т. А.* Влияние обезвоживания листьев некоторых сельскохозяйственных растений на теплоустойчивость клеток и содержание хлорофилла. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 42—51. — *Завадская И. Г., Антропова Т. А.* Цитофизиологические реакции на обезвоживание устойчивого и чувствительного к засухе сортов ячменя *Hordeum sa-*

tivum (*Poaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 625—631. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 5, с. 696—705. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* О влиянии недостаточного водоснабжения на устойчивость клеток листьев некоторых памирских растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 6, с. 795—805. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* Устойчивость клеток листьев растений Западного Памира, произрастающих на сухих и влажных почвах, к повреждающим факторам. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 13. Баку: Элм, 1977, с. 184—187. — *Завадская И. Г., Шухтина Г. Г.* Влияние комбинированного действия обезвоживания и супероптимальных температур на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя. — Цитология, 1971, т. 13, № 10, с. 1304—1307. — *Завадская И. Г., Шухтина Г. Г.* Влияние дегидратации и высокой температуры на теплоустойчивость клеток листа засухоустойчивого сорта ячменя. — Цитология, 1974, т. 16, № 8, с. 950—955. — *Лютова М. И., Завадская И. Г.* Влияние длительности содержания растений при разной температуре на теплоустойчивость клеток. — Цитология, 1966, т. 8, № 4, с. 484—493. — *Рахимов Г. Т.* Последействие высокой температуры на фотохимическую активность и репарационную способность хлоропластов пустынных растений, выращенных в различных условиях увлажнения почвы. — Узб. биол. журн., 1977, т. 2, с. 42—44. — *Тухтаев А. С.* Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых ксерофитов в условиях культуры на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1976, № 5, с. 64—65. — *Тухтаев А. С.* Теплоустойчивость клеток растений различных экологических групп, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. — В кн.: Вопросы ботанических исследований в Узбекистане. Ташкент: Фан УзССР, 1977, с. 172—174. — *Тухтаев А. С.* О теплоустойчивости клеток некоторых мезофитов и ксерофитов, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1978, с. 102—105. — *Фалькова Т. В.* Влияние температуры среды и водного дефицита листьев на протоплазматическую теплоустойчивость некоторых видов семейства жимолостных. — Бюл. Никит. бот. сада, 1969, вып. 4, с. 83—88. — *Фалькова Т. В.* Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 10, с. 1424—1438. — *Фалькова Т. В.* Тепловая закалка клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. — Экология, 1975, № 1, с. 90—98. — *Alexandrov V. Ya.* Cell reparation of non-DNA injury. — Int. Rev. Cytol., 1979, vol. 60, p. 223—269. — *Forseth I. N., Ehleringer J. R.* Ecophysiology of two solartracking desert winter annuals. I. Phytosynthetic accumulation to growth temperature. — Aust. J. Plant Physiol., 1982, vol. 4, N 3, p. 321—332. — *Kappen L., Lange O. L.* Die Hitzeresistenz angetrockneter Blätter von *Commelina africana* — ein Vergleich zwischen zwei Untersuchungsmethoden. — Protoplasma, 1968, Bd 65, S. 119—132. — *The physiology* and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney etc.: Acad. Press, 1981. 639 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 III 1984.

УДК (582.542.1+582.571.2) : 58.04 : 581.524.12

Бот. журн., т. 70, № 5

Л. Н. Ющенкова

О РЕАКЦИИ *FESTUCA ALTISSIMA* (*POACEAE*) И *LUZULA PILOSA* (*JUNCACEAE*) НА УСЛОВИЯ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ И КОНКУРЕНЦИИ

L. N. JUSHCHENKOVA. ON THE REACTION OF *FESTUCA ALTISSIMA* (*POACEAE*) AND *LUZULA PILOSA* (*JUNCACEAE*) TO THE CONDITIONS OF NITROGEN NUTRITION AND COMPETITION

Данные, полученные в эксперименте с пересадками *Festuca altissima* и *Luzula pilosa*, показывают, что они различно реагируют на внесение в почву аммонийной и нитратной форм азота, изменение кислотности почвы и исключение конкуренции корней деревьев в двух типах сообществ (ельники черничный и липово-ясменниковый). Изменение соотношения между этими факторами является главной причиной высокого видового разнообразия в полидоминантных ассоциациях неморальных ельников.

Пытаясь выявить факторы, определяющие флористический состав и синузиальное строение травяно-кустарничкового яруса в коренных ассоциациях еловых лесов, мы провели серию полевых экспериментов с различными видами трав бореального и неморального флористических комплексов. Цель этих опытов заключалась главным образом в попытке определить основные факторы среды и формы конкурентных отношений, ответственные за изменение состава и количественных соотношений между видами в экологическом ряду сообществ бореальной и неморальной структуры и экологии. Предполагалось также, что решение этой задачи позволит выяснить причины стабильности (константности) флористического состава в наиболее типичных ассоциациях классификационных групп еловых лесов Piceeta hylocomiosa и P. nemoraliosa.

В настоящей статье приводятся опыты с овсяницей лесной *Festuca altissima* All. и ожикой волосистой *Luzula pilosa* (L.) Willd. В геоботанической литературе считается, что типично бореальные ассоциации еловых лесов развиваются на сильно оподзоленных почвах с грубогумусовой подстилкой и кислой реакцией корнеобитаемого слоя, которые представляют собой неблагоприятную среду для роста и развития многих растений неморального флористического комплекса из-за низкой концентрации или полного отсутствия нитратного азота. Виды этого флористического комплекса отличаются от бореальных видов повышенной требовательностью к содержанию в почве нитратного азота (нитрофилы) и входят в состав ассоциаций еловых лесов, которые развиваются на богатых почвах с достаточно высокой интенсивностью процессов нитрификации и где усвояемые формы азота представлены NO_3^- и NH_4^+ или преимущественно нитратным азотом (Ellenberg, 1964; Гроссет, 1967; Работнов, 1979).

Виды бореального флористического комплекса могут поглощать аммонийную форму азота в широком диапазоне величин pH почвы, что определяет особенности флористического состава бореальных ассоциаций еловых лесов, сопряженных в своем развитии с подзолистыми и торфяно-подзолистыми почвами таежной зоны. Однако уже в предшествующей работе (Ющенкова, 1983) мы установили наличие сложных связей между степенью кислотности почвы, формами азотного питания и конкуренцией среди деревьев ели, соотношение между которыми может сильно изменяться в различных типах еловых лесов. Учитывая это, в настоящей работе была предпринята очередная попытка изучить соотношение между этими факторами в двух ассоциациях коренных еловых лесов. Эти ассоциации описываются и классифицируются в типологической литературе как Piceetum myrtillosum и P. tilioso-asperulosum (Карпов, Шапошников, 1983). Сообщества эти занимают различное положение в экологических рядах фитоценозов ели и существенно различаются по многим важным показателям структуры и режимов почвенной среды (видовое разнообразие, строение, pH почвы, условия азотного питания и др.).

Ельник черничный (Piceetum myrtillosum) относится к системам бореального типа и формируется на сильноподзолистых суглинистых почвах. Корнеобитаемый слой почвы имеет низкие значения pH (3.7—4.5), содержит небольшие запасы аммонийного азота и характеризуется достаточно благоприятными условиями аэрации по сравнению с более влажными вариантами черничников. В засушливые периоды верхние слои почвы здесь могут сильно иссушаться. Подстилка мощная, грубогумусовая. Подзолистый горизонт серовато-белесой окраски, довольно мощный (10—15 см) и на глубине 20—22 см переходит в иллювиальный.

Сообщества этого типа имеют густой и сомкнутый древостой из *Picea abies* (L.) Karst. с примесью *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth. Подлесок развит слабо и представлен редкими экземплярами *Sorbus aucuparia* L. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. при небольшом числе (9) согосподствующих видов кустарничков и трав сугубо таежной экологии. Проективное покрытие кустарничками и травами не превышает 30%, характерно их пятнисто-зарослевое размещение. Флористический состав мхов типичен для сообществ ельников черничных. В моховом ярусе доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Ельник липово-ясменниковый (Piceetum tilioso-asperulosum) формируется на дерново-сильноподзолистой суглинистой почве с более благоприятными условиями азотного питания, кислотности (pH 4.3—6.4) и влажности в корнеобитаемой толще почвенного профиля. Как следствие этого флористическая насыщенность сообщества существенно повышается за счет участия в составе видов неморального флористического комплекса, что приводит к усложнению вертикального и горизонтального строения фитоценоза. Древостои этого сообщества сложены *Picea abies* со значительной примесью *Populus tremula*, неравномерно изрежены, высокопродуктивны (I—II класс бонитета). Характерно наличие развитого, но неравномерного по сомкнутости подлеска из *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill., *Lonicera xylosteum* L. Видовой состав и структура травяно-кустарничкового яруса крайне неоднородны. Здесь выделяются крупные микрогруппировки и мелкие синузиальные сочетания, иногда сильно различающиеся по составу доминирующих и сопутствующих видов и проективному покрытию почвы. Однако основу этих микрогруппировок составляют, как правило, растения неморального комплекса (*Pulmonaria obscura* Dumort., *Asperula odorata* L., *Lamiastrum galeobdolon* (L.) Ehrend. et Polatschek, *Stellaria holostea* L.) при значительном участии бореальных видов (*Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt). Ярус мхов развит крайне слабо и состоит главным образом из видов родов *Mnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium* и *Pleurozium schreberi*.

Схема опытов была рассчитана в основном на сравнительную оценку значения различных форм азотного питания и напряженности конкуренции за этот фактор в сообществах ельников черничного и липово-ясменникового. Взрослые растения *Festuca altissima*, *Luzula pilosa* пересаживали на контрольные и опытные площадки размером 1×2 м по следующей схеме (площадь питания одной особи овсяницы — 0.06, ожики — 0.02 м^2):

1) контроль без нарушения фитосреды сообществ;

2) исключение конкуренции корней деревьев путем траншейной обрубки их по периметру;

3) внесение в почву аммонийных удобрений в дозе 200 кг/га действующего начала в ельнике черничном и 120 кг/га в ельнике липово-ясменниковом;

4) внесение в почву нитратных удобрений в тех же количествах.

При внесении в почву азотных удобрений корни деревьев не изолировались, что позволило дать сравнительную оценку реакций опытных растений на исключение конкуренции и повышение уровня обеспеченности аммонийным и нитратным азотом. Азотные удобрения вносили в почву систематически в течение трех вегетационных периодов.

При посадке опытных растений особое внимание обращали на подбор биологически равноценных особей (возраст, мощность развития и жизненное состояние). Для количественной оценки реакции опытных растений на условия эксперимента использовали следующие показатели: 1) выживаемость (в % от числа особей, сохранившихся после первой перезимовки); 2) высота и число побегов; 3) воздушно-сухой вес растений. Кроме того, определяли концентрацию азота в листьях, pH и влажность почвы в засушливые сезоны вегетации.

Сопоставим и проанализируем реакции неморального вида *Festuca altissima* и бореального *Luzula pilosa* на условия азотного питания в различных типах сообществ. Эти виды можно рассматривать как достаточно чуткие индикаторы на факторы, лимитирующие флористический состав в сообществах бореальных и неморальных ельников.

Как видно на рис. 1, снижение численности *F. altissima* наиболее значительно в сообществах ельника черничного. При низком значении pH почвы численность особей этого вида резко падает на третий год эксперимента как в условиях конкуренции с корнями ели, так и при ее устранении. Внесение в почву аммонийного азота усиливает процесс отпада *F. altissima*, а нитратный азот резко замедляет процесс отпада и повышает выживаемость этого вида при наличии конкуренции со стороны корней деревьев. Совсем по-иному реагирует *F. altissima* на изменение условий азотного питания и конкуренции корней деревьев в сообществах неморального типа. В липово-ясменниковом ельнике численность ее особей практически не снижалась во всех вариантах опыта (рис. 1, *Б*).

Если оценить нормы реакции этого вида по фитомассе особей как по более четкому показателю приспособленности растений к условиям среды, то выясняются следующие факты (рис. 2): при исключении конкурентного давления корней деревьев фитомасса особей *F. altissima* сильно повышается, что наблюдается в условиях низкой кислотности и малого содержания доступных форм азота в сильноподзолистой почве ельника черничного. В этом варианте опыта *F. altissima* имеет бо́льшую фитомассу, чем опытные растения сходного варианта в ельнике липово-ясменниковом. Последнее объясняется, вероятно, тем, что

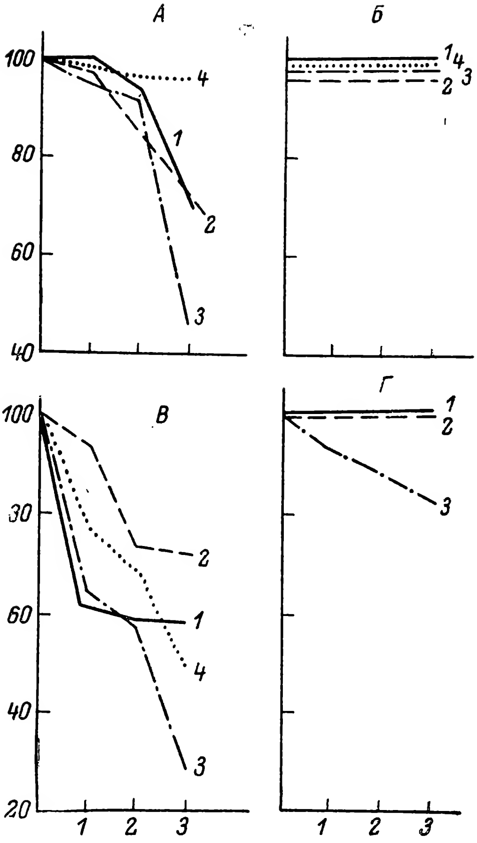


Рис. 1. Выживаемость *Festuca altissima* в ельнике черничном (*А*), в ельнике липово-ясменниковом (*Б*) и *Luzula pilosa* (*В* и *Г*) в тех же ассоциациях.

По оси абсцисс — продолжительность эксперимента, годы, *по оси ординат* — выживаемость особей, %, *1* — контроль, *2* — изоляция от корней деревьев. *3* — внесение в почву аммонийного азота, *4* — внесение в почву нитратного азота.

сквозь полог древостоев ельника черничного проникает больше видимой радиации, чем ельника липово-ясменникового с развитым ярусом подлеска (Алексеев, 1975). Систематическое внесение в почву аммонийного азота незначительно увеличивает фитомассу опытных растений *F. altissima* по сравнению с контрольными экземплярами. Однако при внесении нитратных удобрений в почву вес опытных растений значительно повышается. Это показывает, что при увеличении концентрации нитратного азота в почве уменьшается отрицательное влияние корней деревьев на рост этого неморального злака.

Таким образом, анализ реакций *F. altissima* на условия полевого эксперимента позволяет заключить, что процесс нитрификации и уровень содержания нитратного азота в почве играют исключительно важную роль в формировании флористического состава лесных ассоциаций. Высокое содержание нитратного азота явно ослабляет конкурентное давление корней *Picea abies* на популяции неморальных видов трав, что хорошо иллюстрируют опыты с внесением в почву нитратных удобрений. В определенном диапазоне величин pH почвы конкурентное давление исключает из состава этих ассоциаций многие виды неморального флористического комплекса. Надо подчеркнуть, что во флористически насыщенных и структурно сложных ельниках неморальной группы прослеживаются те же нормы реакции *F. altissima* на факторы конкуренции и формы азотного питания. Действительно, наименьшую фитомассу особи этого вида имеют в варианте опыта, где они вынуждены конкурировать с корнями взрослых деревьев из-за доступного азота и почвенной влаги. Отрицательные последствия этой конкуренции не снижаются высокими дозами аммонийного азота. Вес опытных растений, однако, заметно повышается при снятии конкурентных ограничений в подземных частях сообщества и достигает максимального значения при систематическом внесении в почву нитратных удобрений (22.4 г).

Что касается *Luzula pilosa*, то этот вид значительно лучше приспособлен к условиям сосуществования с елью в бореальных типах таежных экосистем в условиях дефицита доступных форм азота. Вместе с тем выясняется, что численность популяции этого вида в сообществах ельника черничного сильно ограничивается конкуренцией со стороны корней деревьев ели. Действительно, из рис. 1, *В* видно, что при исключении этого фактора выживаемость повышается, а численность особей *L. pilosa* стабилизируется на третий год опыта. При внесении в почву нитратных и особенно аммонийных удобрений численность особей этого вида резко снижается, что хорошо иллюстрируют кривые на рис. 1, *В*.

Совершенно по-иному реагирует этот вид на изменение конкурентных отношений с елью и условий азотного питания в неморальных типах еловых лесов, в частности в ельнике липово-ясменниковом (рис. 1, *Г*). В сообществах этого типа корни деревьев практически не влияют на выживаемость особей *L. pilosa*,

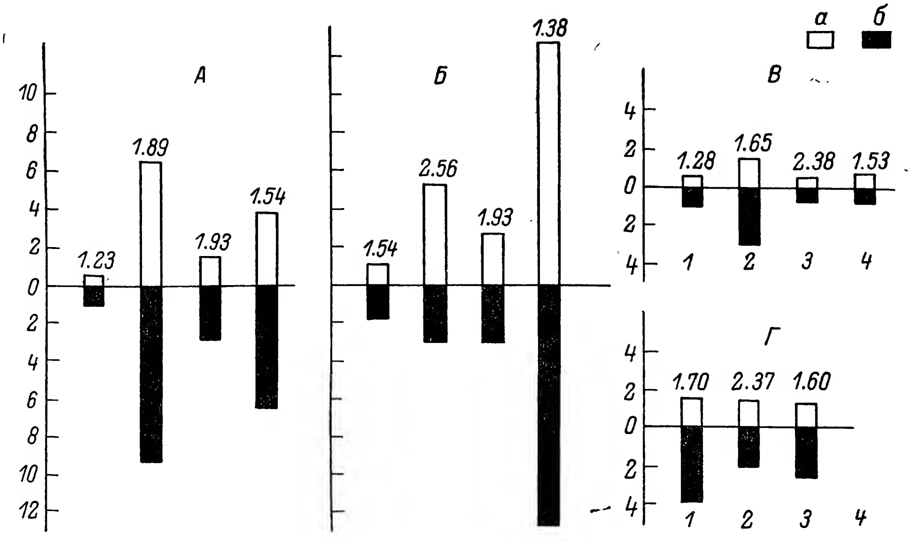


Рис. 2. Воздушно-сухая масса растений *Festuca altissima* и *Luzula pilosa*.

По оси ординат — возд.-сух. вес одной особи, г (*цифры над столбиками* — содержание азота в листьях растений, %); *а* — вес надземной биомассы, *б* — вес подземной биомассы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

а внесение в почву аммонийного азота заметно снижает численность этого вида. В условиях неизменной фитосреды ельника липово-ясменникового этот вид устойчиво поддерживает свою численность и имеет наибольшую биомассу. Биомасса опытных растений заметно снижается при исключении корней деревьев и внесении в почву аммонийной селитры, правда, в основном за счет снижения биомассы корней. Интересно, что на сильноподзолистой почве ельника черничного в условиях низких значений pH почвы *L. pilosa* повышает фитомассу лишь при исключении конкуренции корней деревьев (рис. 2, *В*, *Г*).

В дополнение к этим данным проанализируем величины концентрации азота в листьях опытных растений *F. altissima* и *L. pilosa*. Как показывает рис. 2, наиболее низкое содержание азота в листьях имеют опытные растения на контрольных площадках ельника черничного. Исключение конкуренции корней деревьев повышает концентрацию азота в листьях *F. altissima*, что приводит к улучшению жизненного состояния, увеличению энергии роста и фитомассы опытных растений в обоих типах ельников. У *L. pilosa* при исключении конкуренции корней деревьев также повышается концентрация азота в листьях, но это приводит к положительному эффекту лишь в условиях ельника черничного. Оказывается, что корни деревьев ели могут сильно изменять условия азотного питания растений нижних ярусов и таким образом влиять на подбор флористического состава и структурную организацию популяций трав в сообществах ельников. На более бедных, сильноподзолистых почвах с ограниченным запасом аммонийного и нитратного азота (Piceetum myrtillosum) конкурентное влияние корней деревьев настолько значительно, что исключает из состава сообществ виды трав с повышенной требовательностью к условиям азотного питания. На более плодородной дерново-сильноподзолистой почве содержание аммонийного и нитратного азота значительно выше, что уменьшает конкурентное давление ели на популяции трав и таким образом обеспечивает устойчивое ассоциирование многих неморальных видов с этим эдификатором (Piceetum tilioso-asperulosum). Но такой мощный эдификатор, как ель, является необходимым условием для устойчивого существования в богатых типах ельников многих видов бореального флористического комплекса.

Характерно, что *F. altissima* и *L. pilosa* как виды разных флористических комплексов существенно различаются по реакции на внесение в почву аммонийных и нитратных форм азотных удобрений. Если *F. altissima* существенно повышает фитомассу при внесении в почву нитратных удобрений, то *L. pilosa* снижает вес при высокой концентрации азота как в ельнике черничном, так и в ельнике липово-ясменниковом (рис. 2). При высокой концентрации азота в листьях *L. pilosa* в ельнике черничном имеет наименьший вес в варианте опыта с внесением в почву сульфата аммония (рис. 2, *B*), что, видимо, связано с меньшей требовательностью бореальных видов к условиям азотного питания и токсичностью удобрения на очень кислых почвах.

Таким образом, результаты опытов с внесением удобрений подтверждают, что флора еловых лесов представлена видами, существенно различающимися по своим потребностям к уровню обеспеченности почв аммонийной и нитратной формами азота и по способностям использования их при различных диапазонах pH почвы. Приводимые здесь данные показывают, что флористический состав и структурная организация нижних ярусов ассоциаций еловых лесов во многом определяются особенностями азотного режима и кислотности почв таежной зоны. Эти факторы влияют на подбор видового состава и структуру ценопопуляций кустарничков и трав через изменение интенсивности межъярусных взаимодействий и конкурентного давления ели на растения нижних ярусов. В частности, видовой состав в сообществах типично бореальной структуры и экологии (Piceetum myrtillosum) зависит главным образом от соотношений между аммонийной и нитратной формами азота и кислой реакцией почвы.

Примечательно, что в состав таких сообществ могут входить некоторые неморальные виды при высокой кислотности (pH выше 5.5) при систематическом внесении в почву нитратных удобрений или исключении конкуренции с корнями деревьев. В более сложных полидоминантных сообществах неморального типа (Piceetum tilioso-asperulosum) повышение концентрации и улучшение соотношений между аммонийной и нитратной формами азота ослабляют межъярусные взаимодействия ели с сопутствующими видами трав, что является главной причиной высокого видового разнообразия и локализации неморальных видов в этой классификационной группе еловых лесов таежной зоны. К этому нужно добавить, что сдвиги pH в диапазоны более оптимальных значений в сообществах этого типа благоприятствуют процессам нитрификации и использованию доступных форм азота.

В заключение отметим, что было бы крайне важно изучить реакции других видов бореального и неморального флористических комплексов на изменение условий азотного питания, pH почвы и конкуренцию деревьев ели в различных ассоциациях еловых лесов. Такой анализ мог бы служить фактической основой для конкретной оценки как факторов, определяющих синэкологические ареалы видов растений в таежной зоне, так и для выяснения причин формирования ассоциаций еловых лесов со стабильными характеристиками флористического состава и синузиального строения нижних ярусов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с. — *Гроссет Г. Э.* Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 5, с. 47—76. — *Карпов В. Г., Шапошников Е. С.* Еловые леса территории. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 7—34. — *Работнов Т. А.* Актуальные вопросы экологии растений. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 3. М.: ВИНИТИ, 1979, с. 5—70. — *Ющенкова Л. Н.* Эксперименты с бореальными и неморальными видами трав в многовидовых сообществах. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 232—238. — *Ellenberg H.* Stickstoff als Standortsfactor. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1964, Bd 77, Hf. 3, S. 82—92.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 V 1984.

УДК 581.132 (253) (4) Бот. журн., т. 70, № 5

Т. К. Горышина, Р. М. Драшкович, З. А. Сёке

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕЗА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛИСТОПАДНЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

T. K. GORYSHINA, R. M. DRASKOVITS, Z. A. SZÖKE. A COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE PHOTOSYNTHESIS OF HERBACEOUS PLANTS OF THE DECIDUOUS FORESTS OF CENTRAL AND EASTERN EUROPE

В буковых и дубовых лесах ВНР и лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» у растений травяного покрова сравнивали показатели фотосинтетической активности. В обоих районах две сезонные группы — ранневесенние светолюбивые эфемероиды и летние теневые травы — четко различаются по изучаемым показателям. У эфемероидов в лесах Восточной Европы в связи с более сжатыми сроками вегетации значительно выше интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и активность весовой единицы хлорофилла и в соответствии с большей освещенностью выше уровень светового насыщения фотосинтеза. Летневегетирующие теневые виды имеют в обоих районах одинаково низкую фотосинтетическую активность.

Совместные исследования, проводимые сотрудниками Ленинградского государственного университета и Будапештского университета им. Этвеша Лоранда, имеют целью выявление особенностей физиологических адаптаций лесных растений в сходных экологических нишах листопадных лесов Центральной и Восточной Европы. В предыдущем сообщении (Горышина и др., 1983) были изложены результаты исследования пигментов в листьях, показано сходство в их количестве и динамике в период вегетации у растений одноименных сезонных групп, а также различия, отражающие особенности климата районов и фенологического развития верхних ярусов леса.

Сравнительное исследование фотосинтеза лесных трав проведено в двух районах: в ВНР — в 100-летнем буковом лесу урочища Баконь близ г. Веспрем (ассоциация Fagetum melitti [1]) и в СССР — в заповеднике «Лес на Ворскле» в Белгородской обл., в 200—250-летней дубраве (ассоциация Tilieto-Quercetum aegopodiosum) (Горышина, 1975; Митина, 1981).

Фотосинтез листьев растений в естественных местообитаниях измеряли радиометрическим методом при насыщающей концентрации CO_2 (Вознесенский и др., 1965), температуре 22—27 °С. Различную освещенность создавали путем затенения или, напротив, помещения листовых камер на более освещенные места под пологом леса. Освещенность измеряли люксметром через каждую минуту в течение 10-минутной экспозиции и затем усредняли.

Для общей характеристики фотосинтетической деятельности лесных растений представляют интерес максимальные величины поглощения CO_2 как показатель потенциальной фотосинтетической способности растений в данных условиях. Как видно из таблицы, при насыщающей освещенности и оптимальных температурах потенциальная интенсивность фотосинтеза листа исследуемых видов находится в диапазоне 5—40 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ (или 20—120 $мг \cdot г^{-1}$ сух. массы$\cdot ч^{-1}$). Если вспомнить, что в литературе для интенсивно ассимилирующих растений указываются максимальные величины порядка 150—200 $мг \cdot г^{-1}$ сух. массы$\cdot ч^{-1}$ (Заленский, 1982, и др.), то фотосинтетическую способность лесных трав следует признать весьма умеренной. Примечательно, что в обоих географических районах большей потенциальной интенсивностью фотосинтеза отличаются ранневесенние эфемероиды, которые в условиях весенней сезонной ниши должны создавать фитомассу в сжатые сроки.

В восточно-европейских лесах в связи с характерным для континентального климата поздним началом и быстрым ходом весны эфемероиды имеют значительно более короткие сроки вегетации, чем в условиях ранней и медленной весны европейских районов, подверженных океаническим влияниям (Горышина, Сёке, 1982). Соответственно у ранневесенних видов в дубраве восточноевропейской лесостепи отмечены более высокие максимальные величины фото-

---

[1] Выделены по системе Браун-Бланке.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев травянистых растений листопадных лесов (при насыщающей освещенности и температуре 22—27°) в буковом лесу (Баконь, ВНР) и в липово-дубовом лесу («Лес на Ворскле», СССР).

Буковый лес		
вид, сезонная группа	интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot ч^{-1}$	
	на 1 дм² листа	на 1 г сухой массы
Ранневесенние эфемероиды		
Anemone ranunculoides L.	22	—
Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte	19	51
Dentaria enneaphyllos L.	23	41
Isopyrum thalictroides Maxim.	17	44
Ficaria verna Huds.	—	50
Летне-вегетирующие виды		
Asperula odorata L.	5	23
Carex pilosa Scop.	10	17
Circaea lutetiana L.	6	42
Galeobdolon luteum Huds.	5	
Viola sylvestris Lam.	8	24
Impatiens noli-tangere L.	7	41
Stachys sylvatica L.	9	46
Hedera helix L.	6	—
Mercurialis perennis L.	—	42

Лесостепная дубрава		
вид, сезонная группа, генерация листьев	интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot ч^{-1}$	
	на 1 дм² листа	на 1 г сухой массы
Ранневесенние эфемероиды		
Anemone ranunculoides L.	34	120
Scilla sibirica Haw.	39	112
Corydalis halleri (Willd.) Willd.	28	154
Летне-вегетирующие виды весной		
Aegopodium podagraria L. (весенние листья)	20	110
Pulmonaria obscura Dumort. (весенние листья)	29	143
Asarum europaeum L.	28	110
Летневегетирующие виды летом		
A. podagraria (летние листья)	8	50
P. obscura (летние листья)	6	47
A. europaeum	9	40

синтеза (28—39 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$), чем у эфемероидов в венгерских листопадных лесах (в буковом лесу — 17—23, в грабово-дубовом лесу урочища «Будайские горы» — не более 12 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$), где эти растения имеют больше времени для «неторопливой» фотосинтетической работы. Столь же велика потенциальная интенсивность фотосинтеза в лесостепной дубраве ранней весной и у тех длительно вегетирующих видов, которые имеют весеннюю генерацию листьев, выполняющих основную фотосинтетическую работу (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*), или начинают вегетацию очень рано (*Asarum europaeum*).

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у летневегетирующих видов в период глубокого летнего затенения примерно одинакова в обоих районах и даже при насыщающем освещении очень невелика (порядка 5—10 мг $CO_2 \times \times дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ — см. таблицу). Невелики и максимальные величины наблюдаемого фотосинтеза, измеренные колориметрическим методом у этих растений в лесостепной дубраве летом (Горышина, 1975).

Зависимость фотосинтеза исследованных лесных трав от света в обоих районах имеет сходный характер. На рис. 1 отображена общая тенденция этой зависимости (на общий график нанесены точки для нескольких исследованных видов), а на рис. 2 даны примеры световых кривых потенциальной интенсивности фотосинтеза отдельных видов. Из этих рисунков следует, что весной растения нижних ярусов имеют довольно высокую для лесных растений величину светового насыщения фотосинтеза — порядка 40—60 клк, что совпадает с освещенностью в весеннюю светлую фазу под пологом необлиственного леса. В летнюю теневую фазу фотосинтез насыщается светом значительно меньшей интенсивности. Заслуживают внимания некоторые географические различия величин светового насыщения фотосинтеза: ранней весной в лесостепной дубраве у некоторых видов (*Scilla sibirica*, молодые листья *Asarum europaeum*) фотосинтез при насыщающей концентрации CO_2 достигает плато при 50—60 клк, в то время как в венгерском буковом лесу — при 30—40 клк. Еще более низкие величины светового насыщения — около 20 клк — отмечены для эфемероидов грабово-дубового леса *Corydalis halleri* и *Ficaria verna* (Szöke, 1980). Указанные

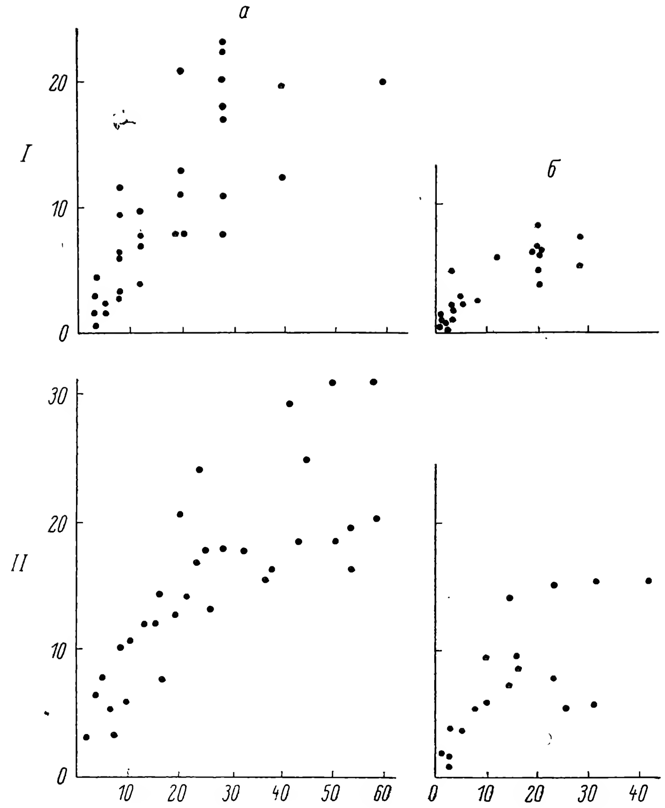


Рис. 1. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от освещенности у лесных травянистых растений (общий график для исследованных видов).

I — буковый лес, ВНР, Баконь (9 видов); *II* — липово-дубовый лес, СССР, «Лес на Ворскле» (5 видов с использованием данных М. Б. Митиной, 1981). *а* — весна, *б* — лето. *На оси абсцисс* — освещенность, клк; *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

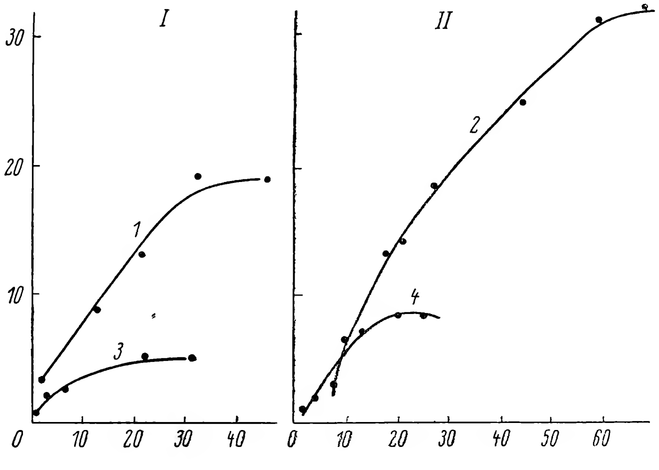


Рис. 2. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от освещенности у лесных трав из разных сезонных синузий.

Ранневесенние эфемероиды: *1* — *Corydalis cava*, *2* — *Scilla sibirica*. Летневегетирующие виды (измерения сделаны летом): *3* — *Asperula odorata*, *4* — *Aegopodium podagraria*. Обозначения те же, что на рис. 1.

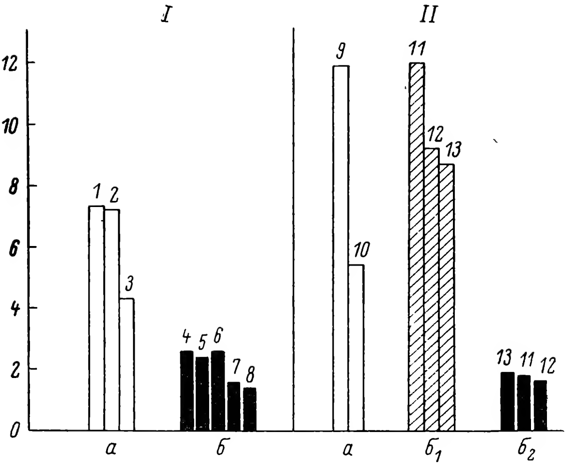


Рис. 3. Потенциальная интенсивность фотосинтеза в расчете на весовую единицу хлорофилла (ассимиляционное число).

а — ранневесенние эфемероиды, *б* — летневегетирующие виды: $б_1$ — весенние листья, $б_2$ — летние листья. *1* — *Anemone ranunculoides*, *2* — *Dentaria enneaphyllos*, *3* — *Corydalis cava*, *4* — *Circaea lutetiana*, *5* — *Carex pilosa*, *6* — *Viola sylvestris*, *7* — *Galeobdolon luteum*, *8* — *Asperula odorata*, *9* — *Scilla sibirica*, *10* — *Corydalis halleri*, *11* — *Pulmonaria obscura*, *12* — *Asarum europaeum*, *13* — *Aegopodium podagraria*. *На оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot мг^{-1}$ хлорофилла$\cdot ч^{-1}$. *I*, *II* — то же, что на рис. 1.

различия, вероятно, связаны с неодинаковой освещенностью весной в этих лесах — около 30 клк в буковом лесу (Сёке, Драшкович, 1979), 50—60 клк — в лесостепной дубраве (Горышина, 1975).

Сопоставление величин светового насыщения фотосинтеза с освещенностью под пологом леса в разные сезонные фазы приводит к заключению, что ранневесенние эфемероиды используют для фотосинтеза практически всю доступную им солнечную радиацию (почти нет разрыва между освещенностью в лесу и уровнем плато насыщения), в то время как летневегетирующие виды имеют большие потенциальные возможности использования света. На это обращала внимание Митина (1981) при исследовании фотосинтеза трав лесостепной дубравы. Такое же явление отмечается и в венгерских лесах: так, при летней освещенности в дневные часы 1 клк световое насыщение фотосинтеза у травянистых видов наступает при освещенности около 20 клк. Возможность использования летневегетирующими травами освещенности, гораздо более интенсивной, чем «средний» световой фон в затененном лесу, немаловажна в жизни лесных растений. Она обеспечивает значительные (хотя и кратковременные) повышения фотосинтеза при попадании на растения солнечных «зайчиков» и также способствует увеличению продуктивности (в том числе семенной) особей, растущих на прогалинах, опушках и других осветленных местах, и, таким образом, созданию более жизнеспособного запаса популяции.

В сравнительно-географическом плане представляет интерес сопоставление такого показателя функциональной активности фотосинтетического аппарата, как фотосинтетическая активность весовой единицы хлорофилла (ассимиляционное число). На рис. 3 и 4 видно, что она заметно выше у листьев ранневесенних видов (или весенних листьев летневегетирующих видов), содержащих значительно меньше хлорофилла, чем листья летних видов, как было показано в предыдущем сообщении (Горышина и др., 1983). Различие ассимиляционных чисел у двух сезонных групп четко проявляется в обоих районах исследований,

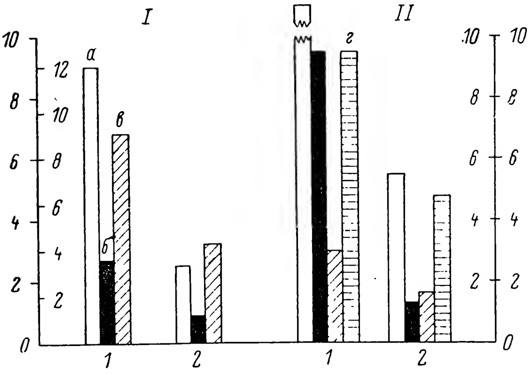


Рис. 4. Потенциальная интенсивность фотосинтеза *Pulmonaria obscura*.

а — мг $CO_2 \cdot ч^{-1}$ в расчете на 1 дм² листа, *б* — то же в расчете на 1 мг хлорофилла (ассимиляционное число), *в* — то же в расчете на 10^9 хлоропластов, *г* — мг$\cdot 10^{-9}$ $CO_2 \cdot ч^{-1}$ в расчете на один модельный хлоропласт объемом 30 мкм³. *I*, *II* — то же, что на рис. 1. *1* — весенние листья, *2* — летние листья.

однако в лесостепной дубраве в весеннюю фазу фотосинтетическая активность хлорофилла у доминирующих травянистых видов в целом выше, чем в венгерских лесах. В дополнение к рис. 3 и 4 укажем, что у эфемероидов грабово-дубового леса в ВНР ассимиляционные числа составляют не более 2—4 мг $CO_2 \cdot мг^{-1}$ хлорофилла$\cdot ч^{-1}$.

Обзор данных, приведенных в предыдущем (Горышина и др., 1983) и настоящем сообщениях, показывает, что не только расчленение травяного покрова на сезонные синузии, но и их эколого-физиологическая дифференциация — общее явление для листопадных лесов различных географических районов. Такие ярко выраженные «световые» черты фотосинтетического аппарата листа, как пониженное содержание хлорофилла (при большом ассимиляционном числе), высокая фотосинтетическая способность, большие величины насыщающей фотосинтез освещенности, в одинаковой степени присущи ранневесенним эфемероидам восточно-европейских дубрав и центрально-европейских листопадных лесов. Эти черты полностью соответствуют световым условиям ранневесенней экологической ниши. К этому можно добавить и сходство в основных количественных показателях пластидного аппарата (Горышина, 1979; Горышина, Сёке, 1982; Szöke, 1980). У летневегетирующих трав в разных исследованных типах листопадных лесов в одинаковой степени выражены теневые черты — более высокое содержание хлорофилла в листьях при низком ассимиляционном числе, пониженная фотосинтетическая способность, низкий уровень светового насыщения фотосинтеза.

Существуют и специфические особенности исследованных показателей в каждом районе исследований. Во-первых, в соответствии с бо́льшим контрастом между весенней и летней освещенностью в лесостепной дубраве резче выражены различия в структурно-функциональных признаках фотосинтетического аппарата у двух сезонных групп растений (это особенно четко проявляется в содержании хлорофилла, его активности, в количественных характеристиках пластидного аппарата). Во-вторых, эфемероиды в условиях лесостепной дубравы обладают значительно более высокой фотосинтетической активностью, что можно объяснить необходимостью сформировать фитомассу в более короткие сроки, чем в центрально-европейских лесах. В основе этой адаптации лежит повышенная функциональная активность хлоропластов и хлорофилла. Можно предположить, что здесь высокая фотосинтетическая активность — приспособление к экстремально короткому периоду фотосинтеза (другой подобный случай наблюдается у растений высокогорий — см.: Заленский, 1982, и др.). Если такой временно́й экологический пресс отсутствует, как это имеет место в случае с ранневесенними эфемероидами в центре и на западе ареала широколиственных лесов, то фотосинтез идет с более умеренной интенсивностью.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с. — *Горышина Т. К.* О некоторых структурно-функциональных характеристиках ассимиляционного аппарата листа у растений лесостепной дубравы. II. Сезонная динамика пластидного аппарата листа в травяном покрове. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 4, с. 331—340. — *Горышина Т. К., Драшкович Р. М., Сёке З. А.* Сравнительная характеристика пигментов в листьях травянистых растений листопадных лесов Центральной и Восточной Европы. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1497—1501. — *Горышина Т. К., Сёке З. А.* Сравнительное исследование сезонной динамики структуры ассимиляционного аппарата листа у ранневесеннего эфемероида в дубовых лесах Центральной и Восточной Европы. — Лесоведение, 1982, № 1, с. 61—67. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием. Дис. докт. биол. наук в форме научного доклада. Л., 1982. 48 с. — *Митина М. Б.* Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1454—1464. — *Сёке Зоя, Драшкович Роза.* Строение фотосинтетического аппарата травянистых растений под пологом леса в зависимости от светового режима. — Abstr. Bot. Budapest, 1979, vol. 6, Suppl. 1, p. 99—105. — *Szöke Zoja A.* Erdei növenyzet fotoszintetikus apparátusa a termöhely fényklimájával összefüggésben. — Biol. doct. dis. Budapest, 1980. 78 p.

Ленинградский государственный университет,
Будапештский университет им. Этвеша Лоранда.

Получено 23 II 1983.

УДК 582.734 (477) Бот. журн., т. 70, № 5

И. С. Ивченко, А. С. Козьяков

О ПРОИЗРАСТАНИИ МОНТАННОГО ВИДА *RUBUS HIRTUS* (*ROSACEAE*) В УКРАИНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

I. S. IVCHENKO, A. S. KOZIYAKOV. ON THE STATE OF GROWTH OF MOUNTAIN SPECIES *RUBUS HIRTUS* (*ROSACEAE*) IN THE UKRAINIAN POLESSYE

В результате маршрутных флористических исследований подтверждено произрастание монтанного вида *Rubus hirtus* на западе Украинского Полесья (Волынская обл.). Обнаружено новое местонахождение *R. hirtus*, удаленное к северо-востоку (Житомирская обл.) от ранее известных. Проведено сравнительное изучение морфологических особенностей равнинных популяций вида (наряду с установлением их эколого-ценотической и почвенно-климатической приуроченности) и распространенных на Украинских Карпатах. Учитывая известный полиморфизм и популяционную изменчивость *R. hirtus*, считаем неправомерными попытки описания отдельных уклоняющихся морфологически экземпляров в качестве таксонов видового ранга (в частности формы, произрастающие на северо-востоке ареала вида). Кратко рассмотрен и проанализирован возможный путь морфогенетического развития *R. hirtus*.

Ареал *Rubus hirtus* Waldst. et Kit. расположен в основном в пределах субсредиземноморской и частично умеренной зон, простираясь с запада на восток от нескольких изолированных, но значительных по площади локалитетов на Британских островах и в Пиренеях до местонахождений спорадического характера в Турции и на Кавказе, преимущественно в его западной части. В пределах центральной части Европы в районе среднего течения Рейна и Одера граница ареала *R. hirtus* достигает 51° с. ш.; восточнее она проходит несколько южнее, а минуя низовья Вислы, — немного севернее 50° с. ш. вплоть до границы с СССР. Севернее этой границы *R. hirtus*, согласно исследованиям последних лет, не обнаружен (Weber, 1973; Martensen, 1978).

Поскольку распространение *R. hirtus* связано в основном с горными системами Средней Европы, оправданным является отнесение этого вида к монтанно-среднеевропейскому типу ареала (Малиновський, 1980), выделенному при изучении флоры Украинских Карпат, где *R. hirtus* наиболее часто встречается в пределах УССР и является видом «чисто лесной экологии буковых и еловых лесов» (Попов, 1949 : 187).

Ранее считалось, что в УССР *R. hirtus* произрастает исключительно в районе Карпат и Прикарпатья (Клоков, 1954), а северо-восточная граница его ареала не пересекает современной границы между Центральноевропейской и Восточноевропейской провинциями Циркумбореальной флористической области, намеченной А. Л. Тахтаджяном (1974, 1978), часть которой проходит на западе Украины.

Позднее было установлено произрастание *R. hirtus* в смешанных лесах на севере Волынского Полесья (Барбарич, 1955; Івченко, 1977). Это объяснялось своеобразными, довольно мягкими климатическими условиями этого региона, обеспечивающими наличие здесь, вблизи восточной и северо-восточной границ ареалов, *Acer pseudoplatanus* L., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Hedera helix* L. и других представителей термофильного ядра среднеевропейско-субсредиземноморской дендрофлоры. Кроме того, была уточнена и очерчена северная граница более или менее сплошного распространения *R. hirtus* на равнинной территории запада УССР в Львовской обл. вблизи селений Речки—Домашев—Белз—Червоноград—Бышев—Стоянов—Сморжев—Конюшков—Броды (Ивченко, 1978; Связева, 1980). Считалось, что более северо-восточному произрастанию *R. hirtus* препятствует избыточная увлажненность северной части центрального региона Украинского Полесья наряду с более континентальными особенностями его климата, а также приуроченность *R. hirtus* к монтанным условиям, сохраняющаяся в умеренной зоне.

В связи с этим обнаружение *R. hirtus* (рис. 1) в пределах Городницкого физико-географического района Западно-Житомирской безморенной подобласти Житомирского Полесья (Маринич, Сирота, 1968), который территориально входит в состав Городницко-Олевско-Емильчинского геоботанического района

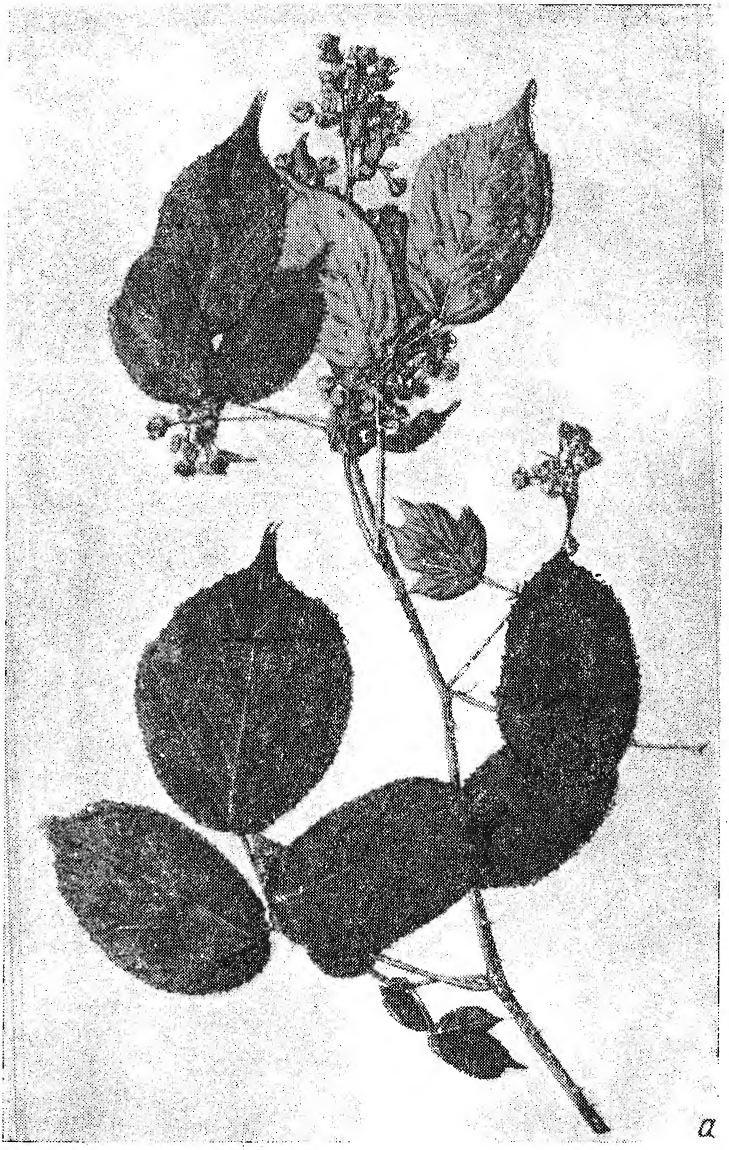


Рис. 1. *Rubus hirtus* из нового местонахождения (Житомирская обл., Городницкое лесничество) (*а*) и листок данного экземпляра (*б*).

сосново-дубовых и сосновых лесов рододендроновых и разнотипных Полесской подпровинции (Брадіс и др., 1977), представляет большой интерес.

В квартале 61 Городницкого лесничества Новоград-Волынского лесхоззага отмечены два локалитета *R. hirtus*, которые в геоботаническом отношении значительно отличаются друг от друга, хотя расстояние между ними составляет около 0.5 км.

Первый участок представляет собой сосняк зеленомошник общей площадью 3.7 га. Древесный ярус сформирован *Pinus sylvestris* L. с единичной примесью *Betula pendula* Roth VIII класса возраста. Древостой характеризуется высокой продуктивностью (II класс бонитета) и высокой степенью сомкнутости крон (0.9). В подросте единично встречается *Quercus robur* L. в возрасте 2—7 лет, который не принимает заметного участия в сложении лесной ассоциации. Подлесок фактически не выражен, поскольку характеризуется единичными, далеко друг от друга расположенными (до 30—40 м) экземплярами *Rhododendron luteum* Sweet. В составе подлеска обнаружены два экземпляра *R. hirtus*. Тра-

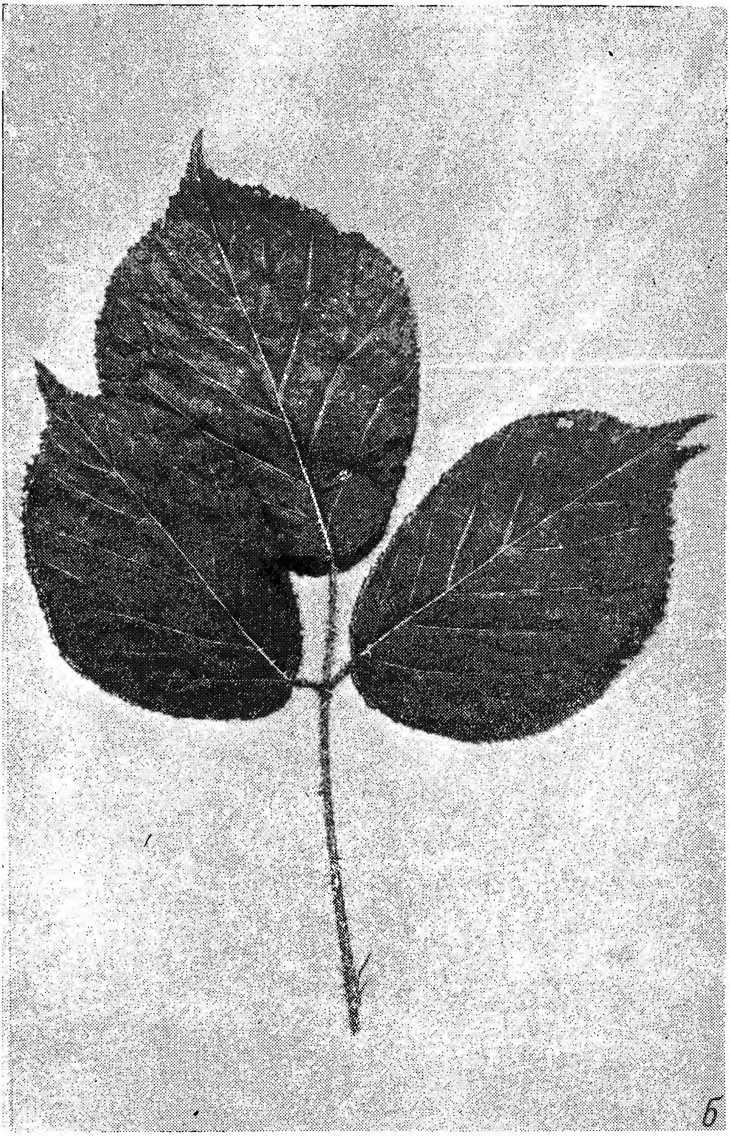


Рис. 1 *(продолжение)*.

вяно-кустарничковый ярус (общее проективное покрытие 30 %) характеризуется равномерным размещением представителей сем. *Ericaceae*, где наиболее распространенным является *Vaccinium myrtillus* L., в меньшей степени представлена *V. vitis-idaea* L. и единично — *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Моховой ярус в достаточной мере выражен и сформирован из *Dicranum polysetum* Sw. (30 %) и *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr. (10 %). В почвенно-гидрологическом отношении участок демонстрирует фоновые полесские почвенные разности, возникшие на флювиогляциальных песчаных отложениях, среди которых преобладающими являются влажные дерново-слабоподзолистые супесчаные почвы на близко залегающих (2—3 м) кристаллических породах.

Второй участок представляет собой широко распространенную в Житомирском Полесье сосново-рододендровую ассоциацию (Мякушко, Козьяков, 1981). При более подробном анализе номенклатура ассоциации была изменена на сосново-рододендрово-ежевичную, поскольку в подлеске широко представлены *R. hirtus* и *R. nessensis* W. Hall, проективное покрытие которых, несмотря на куртинный характер их размещения, достигает 15 %. Ассоциация характеризуется известной сложностью, поскольку основной древесный ярус составляют три поколения *Pinus sylvestris* L. — VI, VIII и XI классов возраста. Древостой отличается высокой продуктивностью (II класс бонитета). Присутствие разновозрастного подроста *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* и *Betula pendula*, размещенного отдельными, хорошо обособленными куртинами и группами, обусловливает вертикальную сомкнутость древесного яруса в соответствующих парцеллах. Сомкнутость основного древесного яруса характеризуется неравномерностью и составляет в среднем 0.7. Подлесок в этих ассоциациях хорошо выражен и индицирует своим доминантным видом (*Rhododendron luteum*) типичные и широко распространенные в этом регионе типы леса (Козьяков, 1983). По данным на круговых площадях средний процент проективного покрытия подлеска составляет 79.5, что обусловливает подавление нижних растительных ярусов, которые, как правило, выражены очень слабо или совершенно отсутствуют. Кроме отмеченных видов подлеска, в его составе единично встречаются *Sorbus aucuparia* L. и *Sambucus racemosa* L.; последний вид, приуроченный к опушке леса, граничащей с дорогой, может рассматриваться как лесной апофит. Травяно-кустарничковый ярус выражен слабо (5 %) и представлен единичными экземплярами *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia* L. и *Ledum palustre* L. В моховом ярусе отмечены *Dicranum polysetum* и *Sphagnum acutifolium* Ehrh. с общим проективным покрытием 10 %. Почвенный покров сформирован торфянисто-слабоподзолистыми супесчаными оглеенными почвами, которые тесно связаны с произрастанием рододендровых ассоциаций. Уровень грунтовых вод колеблется в меженный период от 0.3 до 0.7 м.

Удовлетворительное состояние *Rubus hirtus* в приведенных ассоциациях может быть обусловлено зарослями *Rhododendron luteum*, который в данном регионе достигает проективного покрытия 85 % (Мякушко, Козьяков, 1980), что создает благоприятные фитоклиматические условия, характеризующиеся хорошей прогреваемостью в окнах подлеска, высоким уровнем влажности воздуха и почвы, отсутствием резких колебаний температурного режима.

Следует отметить, что специальные поиски *Rubus hirtus* в близлежащих участках Городницкого лесничества были безрезультатными. Согласно недавним геоботаническим исследованиям в заказнике «Городницкий» (34—36 кварталы лесничества), расположенном несколько севернее указанных местонахождений, данный вид на его территории также не произрастает (Андрієнко, 1983).

Оценивая распространение теплолюбивого вида *R. hirtus* в Житомирском Полесье, необходимо указать на его приуроченность к районам, отличающимся от более северо-восточных, где *R. hirtus* не найден, своеобразными климатическими особенностями (Бабиченко и др., 1978), например бо́льшим количеством осадков (400—500 мм), более высокой суммой эффективных температур (1600—1800) и др.

Среди известных для *R. hirtus* местонахождений отмеченное в Украинском Полесье является наиболее отдаленным на северо-восток (рис. 2). Учитывая эколого-ценотические особенности этого монтанного вида, произрастающего у границы ареала и за ее пределами в равнинных экотопах Львовской, Волынской и Житомирской областей, можно было ожидать морфологических отличий равнинных популяций от типичных экземпляров *R. hirtus* (Ивченко, 1979). В связи с этим необходимо остановиться на систематических особенностях *R. hirtus* на северо-восточной части ареала.

Известно, что *R. hirtus* описан F. Waldstein-Wartemberg и P. Kitaibel при региональных флористических исследованиях на территории Венгрии еще в 1803—1804 гг., т. е. до возникновения в середине XIX в. двух направлений в изучении рода *Rubus* L. (Розанова, 1927), когда одни систематики стремились описывать все уклоняющиеся формы в ранге видов, другие утверждали, что такого рода работы не нужны. Однако в последующем видовая самостоятельность *R. hirtus* не вызывала сомнений; напротив, в современных систематических и флористических обработках укоренилось мнение о том, что данный вид чрезвычайно полиморфный и сборный (Юзепчук, 1941; Клоков, 1954; Связева, 1980, и др.) и состоит из ряда разновидностей, которым многие систематики, особенно во второй половине XIX в., нередко придавали ранг видов.

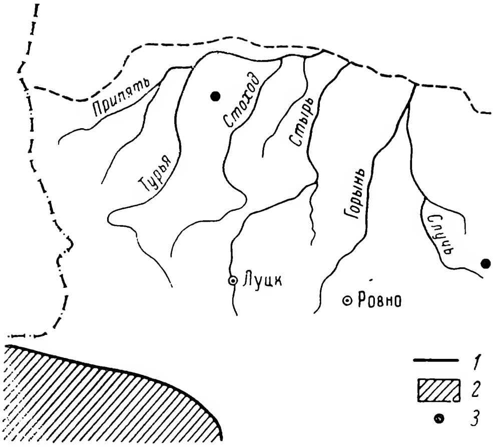


Рис. 2. Распространение *Rubus hirtus* в северо-восточном фрагменте ареала.

1 — северная граница распространения *Rubus hirtus* в западной части Малого Полесья (Ивченко, 1978), *2* — район сплошного распространения *R. hirtus* на севере Львовской обл., *3* — местонахождения *R. hirtus* в Волынском и Житомирском Полесье.

Так, в составе *R. hirtus* s. l. для территории Европы J. Heslop-Harrison (1968) приводит 37 таких «элементарных» видов (Focke, 1911), относящихся, как и *R. hirtus*, к sect. *Rubus*, ser. *Glandulosi* P. J. Muell.; из них для юго-западной части Украинской ССР — *R. hirtimimus* Juz., *R. scenoreinus* Juz., *R. kaltenbachii* Metsch и *R. nigricatus* P. J. Muell. et Lefévre (последние 2 вида со знаком ?), которые различаются в основном по строению, размерам и окраске шипов и железистых волосков, а также по их обилию на стеблях и листьях. В качестве примера можно обратиться к видам *R. hirtimimus* и *R. scenoreinus*, замещающим в Горном Крыму (Шалыт, 1972) типичный *R. hirtus*. Так, у *R. hirtimimus* по сравнению с *R. scenoreinus* «турион . . . очень слабо волосистый, со слабым налетом, с более длинными и крепкими шипиками, . . . частью слегка изогнутыми и с менее обильными (более редкими) неодинаковыми стебельчатыми железками . . .» (Юзепчук, 1950 : 108), что весьма напоминает строение аналогичных органов у равнинных экземпляров *R. hirtus* (рис. 3).

Гораздо более широко распространенные виды *R. kaltenbachii* и *R. nigricatus*, также близкие по морфологическим признакам, имеют в целом сходные ареалы, произрастая на территории Австрии, Чехословакии, Франции, ФРГ, ГДР, Швейцарии, Венгрии с той разницей, что первый вид встречается еще в Голландии и Польше, а второй — в Ирландии и Бельгии (Heslop-Harrison, 1968). Следует отметить, что *R. nigricatus* приводится для Украины из предгорного пояса Закарпатья у с. Среднее (Фодор, 1974) и трактуется как *R. hirtus* subsp. *nigricatus* (P. J. Muell. et Lefévre) Sudre.

При детальном изучении морфологических особенностей *R. hirtus* из нового местонахождения в Житомирском Полесье обнаружена его близость с гербарными образцами из Украинских Карпат (Гербарий Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР), а также близость по многим признакам с «элементарным» видом *R. kaltenbachii*, который наряду с типичными экземплярами *R. hirtus* встречается в Украинских Карпатах (Szafer, 1930). Разница между ними в том, что у равнинных популяций игольчатые шипы несколько короче и менее обильны и сильнее развиты довольно мощные у основания шипы другого типа (см. рис. 3). По последнему признаку данные экземпляры обнаруживают близость к среднеевропейскому виду *R. apricus* Wimm., который был причислен к сборному виду *R. kohleri* Weihe et Mees (Heslop-Harrison, 1968), не найденному на Украине.

Для равнинных и горных растений характерны распростертые побеги с крепкими дугообразно изогнутыми основаниями, в нижней части округлоцилиндрические, вверху невыразительно тупоребристо-гранистые, покрытые стебельчатыми железками и игольчатыми шипами, нередко отклоненными книзу, форма которых достаточно стабильна (рис. 3). Отмеченное во многих монографических флористических изданиях характерное для ежевик морфологическое разнообразие вегетативных и генеративных органов подтверждается нами в отношении *R. hirtus*, но в целом украинские экземпляры этого вида соответствуют обобщенным его описаниям в данных сводках. Детализировать

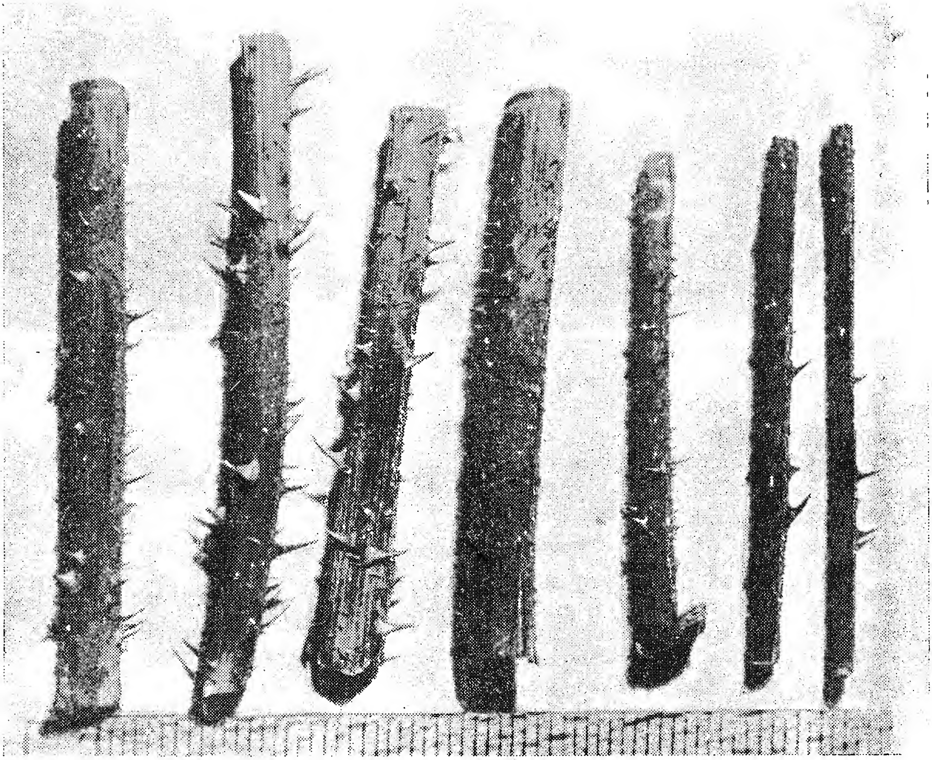


Рис. 3. Средние части побега *Rubus hirtus*.

эти описания для равнинных популяций можно в некоторых частных аспектах, например таких, как размеры шипов (0.7—4.2 мм дл., расширенные у основания до 1.2 мм), их окраска (от темно-бурых до светло-красновато-коричневых тонов), не будучи, однако, уверенными в специфике их для северо-восточного фрагмента ареала вида. Очевидно, что и переоценка филогенетического значения подобных признаков неправомерна. При дальнейших исследованиях сложной систематики *R. hirtus* в более широких масштабах необходимо, на наш взгляд, учитывать и значительную внутрипопуляционную изменчивость, наблюдаемую, например, в неодинаковой степени густоты опушения у нижних и верхних частей побега (рис. 4).

Более уклоняющаяся от рассмотренных форма ежевики, также входящая в число 37 «элементарных» видов под названием *R. guenteri* Weihe et Nees, распространенная в субсредиземноморской зоне, в частности в Югославии и Болгарии (Heslop-Harrison, 1968), приводится для нижнего лесного пояса Закарпатья (Фодор, 1974) как *R. hirtus* subsp. *guenteri* (Weihe et Nees) Sudre. Собиравший ее в гербарий М. Г. Попов отмечал, что это «очень пушистая и жестколистная форма» (Попов, 1949 : 187). Возможно, южно-европейские и отчасти крымские формы являются переходными от ежевик, сформировавшихся в низких широтах шиповато-полулазающих исходных типов (характеризующихся по способу лазания как цепляющиеся лианы), к современным пребореальным представителям секции *Rubus* (Соколова, 1974), возникшим в плиоцене. В ходе эволюции отмечена общая тенденция уменьшения шиповатости ежевик (Синькова, 1972) наряду с трансформацией строения шипов от крупных, крючковидно загнутых к более мелким, слабо изогнутым или прямым, поэтому исследованные экземпляры *R. hirtus*, произрастающие на юге бореальной зоны в Украинском Полесье, возникли, вероятно, на одной из последних стадий неоднородного во временном аспекте морфогенетического процесса в роде *Rubus* (Розанова, 1946). Таксономическая трактовка многих апомиктических представителей рода, в том числе упомянутых в нашей работе, весьма затруднительна. Однако, согласно классическим представлениям о виде как географи-

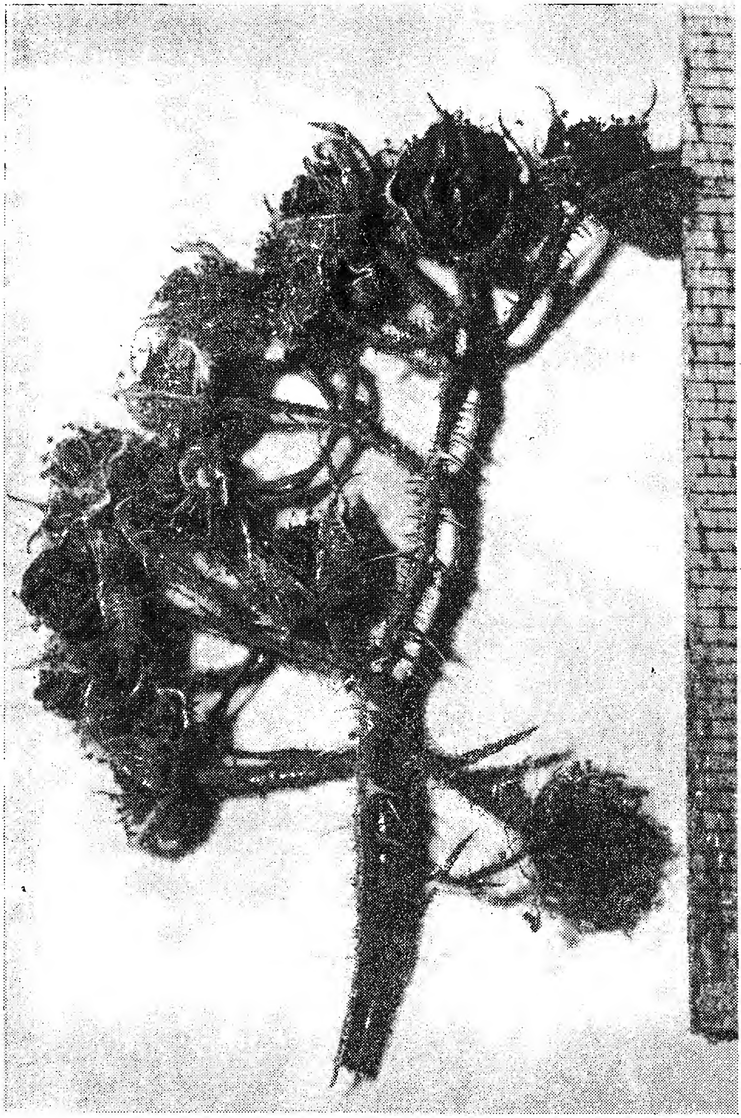


Рис. 4. Верхняя часть побега *Rubus hirtus*.

ческой расе Коржинского—Комарова, следует признать, что прогрессивные явления формирования равнинных популяций *R. hirtus* в пространственном аспекте, возможно, наряду с некоторой морфогенетической перестройкой пока не создали предпосылок для выделения их в качестве таксонов видового или подвидового уровней.

В заключение отметим, что севернее границы ареала, кроме указанных, возможно обнаружение доселе неизвестных местонахождений *R. hirtus*, особенно в районе Волынской гряды и Словечанско-Овручской возвышенности. Гораздо меньше современных сведений о восточной границе ареала этого вида на Украине, установление которой предполагается осуществить в будущем.

ЛИТЕРАТУРА

Андрієнко Т. Л. Рослинність заказника «Городницький» (Житомирське Полісся). — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 2, с. 107—111. — *Бабиченко В. Н., Попов В. П., Щербань М. И.* Климат. — В кн.: Атлас природных условий и естественных ресурсов Украинской ССР. М.: ГУГК, 1978, с. 77—100. — *Барбарич А. І.* Флора і рослинність Полісся Української РСР. — В кн.: Нариси про природу і сільське господарство Українського Полісся. Київ: Вид-во Київ. ун-та, 1955, с. 289—319. — *Брадіс Є. М., Андрієнко Т. Л., Шеляг-*

Сосонко Ю. Р. Поліська підпровінція. — В кн.: Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977, с. 73—136. — *Івченко І. С.* Нові та рідкісні види природної дендрофлори Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1977, т. 34, № 3, с. 286—290. — *Ивченко И. С.* Дендрофлора Украинского Полесья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1978. 21 с. — *Ивченко И. С.* Систематические особенности представителей рода *Rubus* L. равнинной части Украины. — В кн.: VI конференция молодых ученых ботаников Украины. Киев: Наук. думка, 1979, с. 13—15. — *Козьяков А. С.* Эколого-биологические особенности и лесоводственное значение рододендрона желтого в Полесье: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Киев, 1983. 21 с. — *Клоков М. В.* Рід Ожина, Малина — *Rubus* L. — В кн.: Флора УРСР. Т. 6. Київ: Вид-во АН УССР, 1954, с. 81—94. — *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 280 с. — *Маринич А. М.*, *Сирота Н. П.* Житомирское Полесье. — В кн.: Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968, с. 52—76. — *Мякушко В. К.*, *Козьяков А. С.* *Rhododendron luteum* (*Ericaceae*) в Полесье. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 989—994. — *Мякушко В. К.*, *Козьяков О. С.* Сосново-рододендронові ліси Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1981, т. 37, № 2, с. 32—35. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. — Материалы к познанию флоры и фауны СССР, издаваемые МОИП. Нов. сер., отд. бот., вып. 5 (13), 1949. 302 с. — *Розанова М. А.* Обзор литературы по роду *Rubus* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1927, т. 17, вып. 4, с. 391 — 462. — *Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 319 с. — *Связева О. А.* Род *Rubus* L. — Малина, Ежевика. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1980, с. 77—84. — *Синькова Г. М.* Виды подрода *Idaeobatus* Focke рода *Rubus* флоры СССР и их значение для культуры малины: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1972. 24 с. — *Соколова Н. П.* Эволюционные взаимоотношения жизненных форм в роде *Rubus*: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1974. 43 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористическое деление суши. — В кн.: Жизнь растений. Т. 1. М.: Просвещение, 1974, с. 117—153. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Фодор С. С.* Флора Закарпаття. Львів: Вища школа, 1974. 208 с. — *Шалыт М. С.* Род *Rubus* L. — Ежевика, Малина. — В кн.: Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972, с. 223—227. — *Юзепчук С. В.* Род Малина, Ежевика. — *Rubus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 5—58. — *Юзепчук С. В.* К батологии Крыма. — Бот. материалы (Ленинград), 1950, т. 13, с. 85—110. — *Focke W. O.* Species Ruborum. — Bibliotheca Botanica. Stuttgart, 1911, vol. 72, p. 1—123. — *Heslop-Harrison J. Rubus* L. — In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968, p. 7—25. — *Martensen H. O.* Synoptische *Rubus*. — Flora für Nordwestdeutschland und Nordeuropa. Kiel, 1978. 115 S. — *Szafer W. Rubus* L. — In: Flora Polska, T. 4, Kraken, 1930. 177 p. — *Waldstein-Wartemberg F. A.*, *Kitaibel P.* Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Viennae, 1803—1804. 190 S. — *Weber H. E.* Die Gattung *Rubus* L. (*Rosaceae*) im nordwestlichen Europa. Kiel, 1973. 504 S.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 25 I 1984.

УДК 582.772.2

Бот. журн., т. 70, № 5

В. М. Урусов

О ВИДОВОЙ ОБОСОБЛЕННОСТИ *ACER TSCHONOSKII* И *ACER KOMAROVII* (*ACERACEAE*)

V. M. URUSOV. ON THE SPECIFIC INDIVIDUALIZATION OF *ACER TSCHONOSKII* AND *ACER KOMAROVII* (*ACERACEAE*)

На основе новых данных подтверждается видовая обособленность близких видов: *Acer tschonoskii* и *A. komarovii*. Высказываются соображения о регионе и времени формирования исходного для них вида. Приводятся ключ для определения данных видов рода *Acer* и их синонимика.

Ранее мы, сопоставив собственные сборы *Acer komarovii* Pojark. с гербарным материалом по этому виду и по *A. tschonoskii* Maxim., а также основываясь на анализе литературных сведений, сделали вывод, что эти виды клена имеют морфологические различия, соответствующие уровню подвидов (Урусов, Недолужко, 1979) или «географических видов» (Ворошилов, 1966). *A. tschonoskii* и *A. komarovii* мы рассматривали как викарные таксоны именно в этом (подвидовом) смысле, оставляя за ними ранг видов только из соображений удобства.

Однако в связи с собранными нами новыми данными об *A. tschonoskii* в его типичных местопроизрастаниях на о. Итуруп высказанное ранее мнение

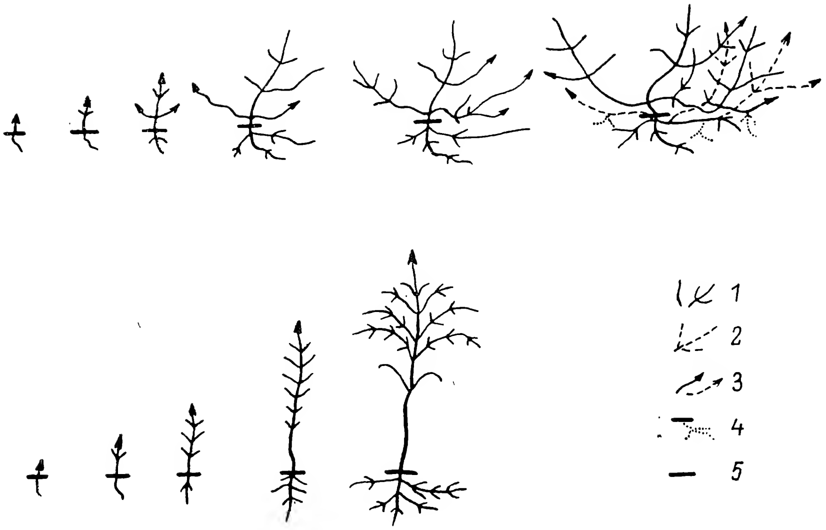


Рис. 1. Жизненные формы представителей рода *Acer* по фазам онтогенеза.

В верхнем ряду фазы онтогенеза стланца *Acer tschonoskii*, в нижнем — дерева *A. komarovii*. *1* — побеги формирования у растений семенного происхождения; *2* — побеги, сформировавшиеся из корневых отпрысков; *3* — основные направления роста побегов; *4* — придаточные корни; *5* — поверхность почвы.

нуждается в уточнении. Во-первых, этот вид — стланец с плагиотропным ростом, совершенно аналогичный по жизненной форме *Pinus pumila* (Pall.) Regel и другим стланцам и близкий *Acer barbinerve* Maxim. Переходных к древовидным форм у него нет, а в какой-то мере он похож на деревце до 7—8 лет (рис. 1). Во-вторых, что не менее важно для выяснения филогении вида, как и в Японии (Ohwi, 1965), на о. Итуруп он произрастает у верхней границы дериватов пихтовых или каменноберезовых лесов и в субальпийском поясе и приурочен к достаточно высоким уже в среднем плейстоцене вулканическим щитам (Апродов, 1982). Отсутствие вида на более молодых горных сооружениях свидетельствует о том, что в климатические пессимумы антропогена условий для расширения его ареала не было.

Массовость *A. tschonoskii*, обилие и регулярность его семеношения в многовидовых субальпийских зарослях и на верхней границе леса, успешное возобновление и хорошее развитие (длина ветвей первого порядка до 4 м при диаметре у основания до 6—8 см) позволяют с уверенностью заключить, что ценотический оптимум этого вида связан с субальпийским поясом региона океанического климата. *A. tschonoskii* в противоположность *A. komarovii* является субальпийским стланцем, т. е. занимает иную экологическую нишу. Он обладает целостностью экологической амплитуды (связан только с субальпийскими комплексами или с формациями, поглотившими их на современном этапе изменения климата), географической определенностью (распространен на островах и на материк не заходит) и должен рассматриваться как самостоятельный вид. Его характерные черты практически полностью соответствуют критериям вида, разработанным В. Л. Комаровым (1901, 1927, 1940), а позже подчеркнутым также К. М. Завадским (1968). По этим признакам данный вид качественно отличен от *A. komarovii*. Ареал *A. tschonoskii* отделен от ареала *A. komarovii* на севере (44—46° с. ш.) и юге (36° с. ш.) Японским морем (рис. 2). На о. Итуруп, как, видимо, и по всему ареалу, вид приурочен к более древним поднятиям — вулканическим щитам, достаточно высоким уже в среднем плейстоцене.

Ошибочное отнесение *A. tschonoskii* к деревьям объясняется его отождествлением с *A. komarovii* (Воробьев, 1968) или по аналогии — с произрастающими с ним вместе *A. ukurunduense* Trautv. et Mey. и *Betula paraermanii* V. Vassil., а также отсутствием специальных исследований (Воробьев и др., 1974). В отечественной и зарубежной литературе даны нечеткие характеристики жизненной формы крупных кустарников. Это можно отметить у некоторых авторов и в отношении *A. tschonoskii* (Rehder, 1949; Ohwi, 1965). Однако есть работы,

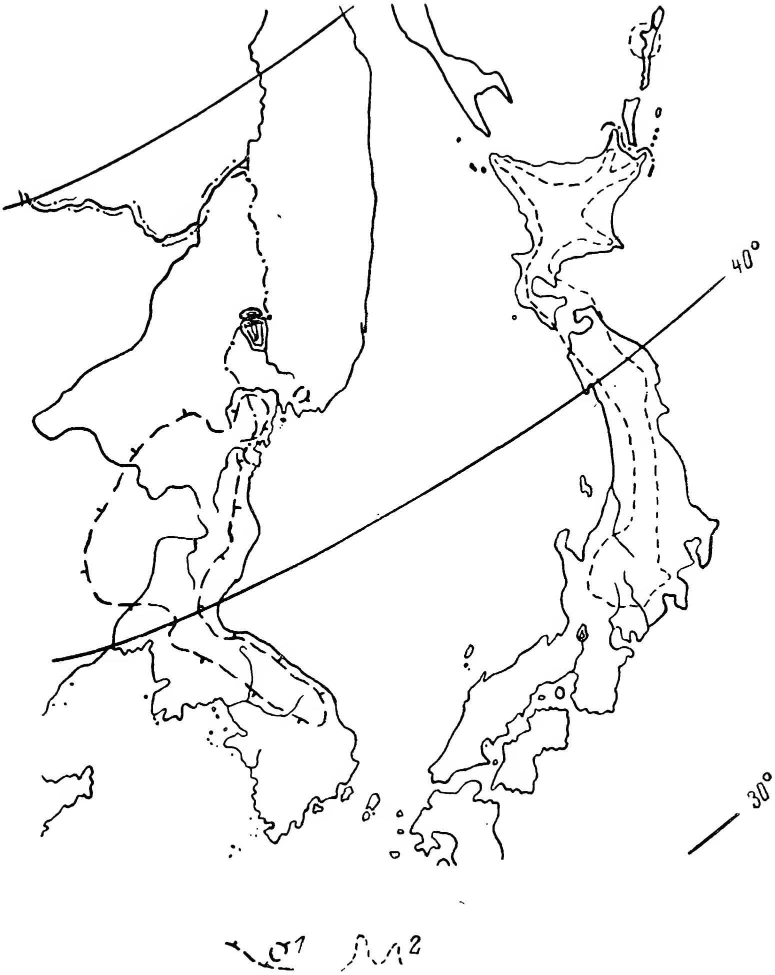


Рис. 2. Распространение видов рода *Acer*.
1 — *A. komarovii*, 2 — *A. tschonoskii*.

в которых показано, что этот вид клена — кустарник (Schneider, 1912; Schenck, 1939).

У сравниваемых видов нами отмечены и другие различия. Для *A. tschonoskii* характерны 1) более светлые, несколько меньшей длины, но более широкие, с короткими вершинами лопастей листья; 2) более длинные и широкие крылатки и несколько более мелкие семена (рис. 3; см. таблицу); 3) цветение не в мае, как у *A. komarovii* (Урусов, Недолужко, 1979), а в июне—июле (Ohwi, 1965); 4) крылатки расходятся под несколько меньшим углом (в среднем около 67°), чем у *A. komarovii*, у которого изменчивость этого признака в целом более широкая. По нашему мнению, у обоих видов недостоверно различается окраска молодых побегов и черешков листьев: у *A. tschonoskii* черешки спокойного розового цвета, молодые веточки розоватые или красные, а у *A. komarovii* черешки красные и веточки от ярко-красного цвета до бордо. В этой связи, кстати, название материкового клена — *Acer tschonoskii* Maxim. var. *rubripes* Kom., предложенное Комаровым (1904), недостаточно обосновано.

A. tschonoskii — автохтонный представитель растительности субальпийского пояса японо-курильского региона, образующий кленово-бамбуковые, кленово-кедровостланиковые ассоциации и выполняющий вместе с этими видами, а также с *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. (кустарниковая форма), *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, *I. sugerokii* Maxim., *I. crenata* Thunb., изредка с *Juniperus sibirica* Burgsd., *Rhododendron tschonoskii* Maxim., *Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch роль подлеска в чистых каменноберезовых лесах и даже расположенных

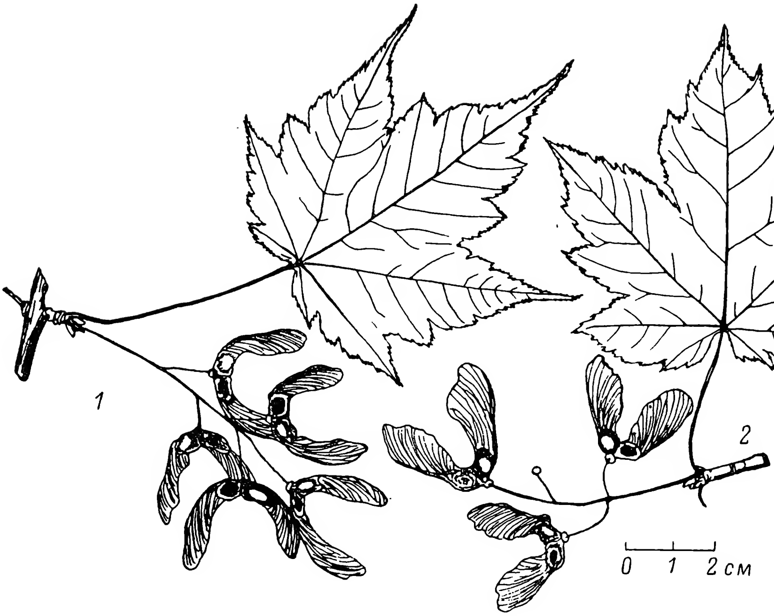


Рис. 3. Части ветвей со спелыми семенами (крылатками).
1 — A. komarovii, 2 — A. tschonoskii.

ниже, чем эти леса, консолидированных по составу каменноберезняках с *Betula tauschii* (Regel) Koidz., *Quercus crispula* Blume, *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Rhus ambigua* Lav. ex Dipp., *R. trichocarpa* Miq.

Как отмечалось в литературе, в подлеске каменноберезняков и березово-дубовых лесов *A. tschonoskii* встречается с высоты 300—350 м над ур. м. (Воробьев и др., 1974), а в субальпийский пояс поднимается до высоты 700—750 м, следовательно, не так высоко, как кедровый стланик и кустарниковые ивы. У нижней границы распространения он встречается редко, не достигает большой высоты. У верхней границы каменноберезняков *A. tschonoskii* образует подлесок высотой уже около 3 м и занимает площадь в сотни гектаров, покрывая до 30—40 % поверхности склонов. Каждая отдельная синузия клена занимает от 0.01 до 0.04 га. В одной куртине находится от нескольких растений *A. tschonoskii* до десятков с сотнями ветвей первого порядка. Диаметр ветвей на высоте груди обычно около 3 см. В кленово-бамбуковых и кленово-кедровостланиковых ассоциациях участие вида в возобновлении наиболее существенно: растений, сформировавшихся из корневых отпрысков, до 3—4 тыс. экземпляров на 1 га, есть и возобновление семенного происхождения.

В противоположность *A. tschonoskii A. komarovii* — типичный квазибореальный вид нижних древесных ярусов тайги в Восточно-Маньчжурских горах и ближайших к ним горных системах, включая среднюю часть п-ова Корея и южную оконечность Сихотэ-Алиня. В белопихтово-еловых насаждениях с *Taxus cuspidata* (дерево высотой до 20 м), *Betula mandshurica* (Regel) Nakai, *B. costata* Trautv., *B. davurica* Pall., *B. schmidtii* Regel иногда с *Tilia amurensis* Rupr. и *Phellodendron amurense* Rupr. он поднимается на Шуфанское базальтовое плато — в основном на его южные отроги — до высоты 700—800 м над ур. м. (Синий утес, гора Высокая, Олений утес). В верховьях р. Барабашевки, в северной части бассейна, в белопихтарниках с липой на 1 га насчитывается до 6—7 тыс. особей вегетативного и семенного возобновления этого вида и несколько десятков взрослых деревьев высотой 6—9 м.

Acer komarofii не образует кустарниковых форм и отсутствует в реликтовых группировках таких субальпийских кустарников, как *Spiraea betulifolia* Pall., *Syringa wolfii* Schneid., *Juniperus davurica* Pall., распространенных на высотах около 900 м над ур. м., хотя условия для произрастания вида, викарного *Acer tschonoskii*, здесь имеются.

Основные биометрические характеристики (средние и экстремальные) *Acer tschonoskii* и *A. komarovii*

Вид	Жизненная форма	Высота, м	Диаметр, см	Размеры листа, мм		Длина черешка листа, мм	Размеры крылаток, мм		Величина семян, мм		Угол расхождения крылаток, град.	Масса 1000 полнозернистых семян, г
				длина	ширина		длина	ширина	длина	ширина		
A. tschonoskii	Стланец	3.5 2—4	3—4 2—7	70 40—90	75 45—105	25—35 10—80	24.50 ±0.31 19—27	9.76 ±0.18 7.8—12.1	7.11 ±0.10 5.7—8.2	4.06 ±0.06 3.4—4.6	67.14 ±4.17 35—90	28.550
A. komarovii	Дерево	6—10 4—15	До 12 4—20	До 100 35—100	До 105 40—105	30—45 20—75	20.36 ±0.36 16.5—23.5 8.7	6.65 ±0.15 4.2—7.8 13.3	8.64 ±0.17 7—10 —7.8	4.81 ±0.11 3.9—6.7 —5.8	74.14 ±2.82 42—100 —1.4	20.920

Примечание. В нижней строке таблицы показана достоверность отличия некоторых признаков *Acer tschonoskii* от признаков *A. komarovii.*

В связи с изложенным правомерен вывод, что *A. tschonoskii* является самостоятельным, специфическим для субальпийского пояса звеном эколого-географического ряда видов, возникшим путем наследственного закрепления стланиковости у изолированного от материковых популяций предкового вида, на каком-то этапе своей истории оказавшегося расселенным в стланцево-кустарниковых группировках или вытесненным в них из-под полога тайги. Сама тайга на островах стала для него недоступной из-за чрезвычайного развития в ней тенелюбивых хвойных. По нашему мнению, темнохвойная тайга не раз почти сплошь покрывала острова, однако ее редукция в «главный климатический минимум плейстоцена» (Короткий, 1981 : 11) могла определить окончательное оформление эндемичных новообразований из генетически выровненных популяций. У *A. tschonoskii* сдвиг в сторону образования низкорослых и плагиотропных форм окончательно закреплен и иллюстрирует типичный, хотя и не единственный механизм эволюции древесной группы форм в стланиковую (Мазуренко, Хохряков, 1981, и др.), общий и для всех голосеменных. Сходным образом на Сахалине, Средних Курилах, Северном Сихотэ-Алине в настоящее время вычленяется кустарниковый тисс: у него формируется форма стланца.

Наиболее вероятно становление предка *A. komarovii* и *A. tschonoskii* на материке и расселение его на восток до формирования островных дуг. Предковый вид, несомненно, был близок *A. komarovii* с его более древней, исходной жизненной формой. Он мог иметь достаточно широкую листовую пластинку, характерную и для некоторых особей материкового клена *A. komarovii*. С другой стороны, широкая крылатка, характерная для *A. tschonoskii*, представляется важной в условиях открытых и полуоткрытых пространств субальпийского пояса гор и должна быть определена как новообразование.

Хорошо известны эколого-географические ряды родственных видов, отражающие дивергенцию в процессе приспособления к условиям разных географических и климатических областей (Комаров, 1901; Васильев, 1950, и др.). При этом предполагается достаточное сходство экологических ниш, что имеет место до определенной степени, например у дальневосточных каменных берез. В случае с *A. komarovii* и *A. tschonoskii* экологические ниши контрастны и принадлежат уже различным высотным растительным поясам. Более того, они относятся к разным типам растительного покрова, классам формаций и их рядам (Сочава, 1944), отражая иные механизмы видообразования — смену жизненных форм в условиях популяционных волн, последовательно исключающих особи со стойким ортотропным ростом.

Считаем необходимым привести уточненную синонимику *Acer komarovii* и подчеркнуть, что у *A. tschonoskii* синонимов собственно нет, что подтверждается J. Ohwi (1965 : 610).

Acer komarovii Pojark. 1949, Фл. СССР, 14 : 746, 611. — *A. tschonoskii* Maxim. var. *rubripes* Kom. 1904, Фл. Маньчж. 2 : 736; Nakai, 1915, Fl. Sylv. Kor. 1 : 21; Басаргин, 1939, Сов. бот. 8 : 85. — *A. meiketsu* Siebold var. *rubripes* (Kom.) Nakai, 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo Univ. 31 : 24. — *A. tschonoskii* subsp. *komarovii* (Pojark.) Urussov et Nedolushko, 1979, Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 113 : 59. — *A. tschonoskii* auct. non Maxim.: Ворошилов, 1966, Фл. Сов. Дальн. Вост. : 295; он же, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 394.

Предлагаем ключ для определения *A. komarovii* и *A. tschonoskii*.

1. Дерево. Длина листа превышает ширину. Черешки листьев и молодые ветви красные. Крылатки узковатые (20 мм дл. и 7 мм шир.), с параллельными краями . . . . *A. komarovii*.

+ Кустарник. Длина листа никогда не превышает ширины. Черешки листьев розоватые или красноватые, но не красные. Крылатки широкие (25 мм дл. и 10 мм шир.), сильно расширяющиеся к окончанию . . . . *A. tschonoskii*.

ЛИТЕРАТУРА

Апродов В. А. Вулканы. М.: Мысль, 1982. 367 с. — *Васильев В. Н.* Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 5, с. 498—511. — *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др.* Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 229 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с. — *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии. Т. 1. СПб., 1901. 559 с.; Т. 2. СПб., 1904. 787 с. — *Комаров В. Л.* Флора полуострова Камчатки. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 324 с. — *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с. — *Короткий А. М.* Палеогеографические рубежи плейстоцена: принципы выделения, обоснование возраста и корреляция. — В кн.: Развитие природной среды в плейстоцене. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 5—28. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Биоморфологическая изменчивость и ее взаимосвязь с таксонообразованием у растений (на примере семейства вересковых). — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 12—30. — *Сочава В. Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. — Сов. бот., 1944, № 1, с. 3—18. — *Урусов В. М., Недолужко В. А.* Клен Комарова на юге Приморья. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1979, вып. 113, с. 59—63. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smitsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. 2 ed., New York: The Macmillan company, 1949. 996 p. — *Schenck C. A.* Främdländische Wald- und Parkbäume. Bd 3. Berlin: Laubhölzer, 1939. 640 S. — *Schneider C. K.* Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Bd 2. Jena: Verlag von G. Fischer, 1912. 1072 S.

Новосибирская лесная селекционная лаборатория
Центрального научно-исследовательского института
лесной генетики и селекции.

Получено 12 V 1983.

УДК 582 : 576.312.37 : 582.738

Е. А. Земскова, З. Г. Улле

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТРЕХ ВИДОВ РОДА *LOTUS* (*FABACEAE*)

E. A. ZEMSKOVA, Z. G. ULLE. KARYOLOGICAL STUDIES IN THREE SPECIES OF THE GENUS *LOTUS* (*FABACEAE*)

Впервые определены числа хромосом и изучены кариотипы трех видов рода *Lotus*: *L. arvensis* (2n = 24), *L. dvinensis* (2n = 24) и *L. peczoricus* (2n = 12). Отмечено сходство кариотипов всех изученных видов. Морфологически близкие *L. arvensis* и *L. peczoricus*, относящиеся к типовому ряду *Lotus*, имеют различный уровень плоидности. Для *L. dvinensis*, условно отнесенного к ряду *Ambigui*, установлено то же число хромосом, что и у других представителей ряда.

Род *Lotus* L. сконцентрирован главным образом в умеренной зоне, а также в горах субтропической и тропической зон восточного полушария с центром видового разнообразия в Средиземноморской области. Род насчитывает около 150—200 видов, из которых комплекс *Lotus corniculatus* L. является наиболее широко распространенным в Евразии и в большей степени вариабельным. По образному выражению K. Larsen и A. Žertová (1965 : 17), он представляет собой «самый молодой и жизнеспособный побег на старой ветви».

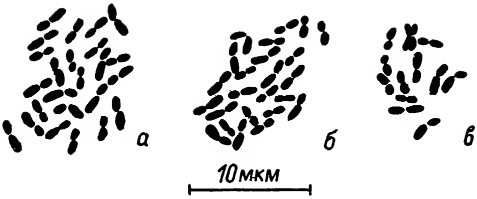
Со времени выхода обработки рода во «Флоре СССР» (Куприянова, 1945) сборный вид *L. corniculatus* s. l. неоднократно подвергался ревизии отечественными авторами (Юзепчук, 1951; Клоков, 1953, 1961; Висюлина, 1954; Миняев, 1957, 1961, 1970; Миняев, Улле, 1977), в результате чего с территории европейской части СССР были описаны следующие виды: *L. balticus* Min., *L. callunetorum* (Juxip) Min., *L. dvinensis* Min. et Ulle, *L. komarovii* Min., *L. peczoricus* Min. et Ulle, *L. ruprechtii* Min., *L. tauricus* Juz., *L. ucrainicus* Klok. и *L. zhegulensis* Klok.

Все эти таксоны были выделены главным образом на основании их морфолого-географических особенностей. Данные кариологического анализа могут послужить уточнению их систематического положения.

Числа хромосом у представителей комплекса *L. corniculatus* s. l. определяли многие авторы («Хромосомные числа цветковых растений», 1969; Zandstra, Grant, 1968, и др.). Большинство исследователей указывают 2n = 24, при этом A. Chrtková-Žertová (1973) — автор монографического исследования *L. corniculatus* из Центральной и Средней Европы — относит к этому виду только тетраплоидные расы. В литературе для комплекса *L. corniculatus* сообщается 2n = = 12 («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). Большинство исследователей приводят только хромосомные числа, кариотипы были изучены лишь в ряде работ (Tschehow, Kartaschowa, 1932; Larsen, 1954; Larsen, Žertová, 1963; Zandstra, Grant, 1968). Следует отметить, что материал по *L. corniculatus* с территории СССР анализировался лишь в работах Larsen и Žertová (1963), в которой описаны кариотипы *L. caucasicus* Kuprian. ex Juz., *L. komarovii*, *L. ruprechtii* и *L. zhegulensis*, а также А. П. Соколовской (1982), где приведено число хромосом для *L. caucasicus*. Учитывая явную недостаточность сведений по кариологии рода *Lotus* с территории СССР, мы предприняли изучение двух недавно описанных с европейского северо-востока видов лядвенца: *L. dvinensis* и *L. peczoricus*, последний из которых является крайним северо-восточным представителем рода, и *L. arvensis* Pers. из Псковской обл.

Методика исследования

Определение числа хромосом и изучение морфологии хромосом проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков семян. Для предобработки использовался насыщенный раствор монобромнафталина в течение 1.5 ч. Затем корни фиксировали ацеталкоголем и окрашивали по Фёльгену. Хромосомы измеряли на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата РА-4.



Метафазные пластинки некоторых видов рода *Lotus.*

а — *L. arvensis,* *б* — *L. dvinensis,* *в* — *L. peczoricus.*

Результаты исследования

L. arvensis, 2n=24. Псковская обл., 14-й км шоссе Печоры—Псков, берег Утицкого озера, крутой, сухой, мелкотравный склон с известковой щебенкой, 15 VI 1971, № 2, Т. Г. Добровольская, LE.

Длина хромосом в пределах набора 3.1—1.8 мкм. В кариотипе можно выделить 6 пар длинных (3.1—2.6 мкм) и 6 пар коротких (2.2—1.8 мкм) хромосом. Кариотип *L. arvensis*, так же как и двух других изученных видов, представлен метацентрическими хромосомами (см. рисунок, *а*). Хромосомы очень близки по степени асимметрии. Значение центромерного индекса — 46—40 %.

L. dvinensis, 2n=24. Архангельская обл., Верхне-Тоемский р-н, левый берег Северной Двины, окрестности дер. Абрамково, в верхней части склона коренного берега, травянистый покров несомкнутый, почва тяжелая, суглинистая, 29 VII 1979, № Д-791, З. Г. Улле, LE.

Длина хромосом 2.8—1.4 мкм. В кариотипе можно выделить 6 пар длинных (2.6—2.4 мкм) и 6 пар коротких (2—1.4 мкм) хромосом (см. рисунок, *б*). Значение центромерного индекса — 4.4—4.2 %.

L. peczoricus, 2n=12. Коми АССР: Вуктыльский р-н, окрестности дер. Усть-Щугор, левый берег р. Печоры, песчано-галечный бечевник с несомкнутым травянистым покровом, 5 IX 1979, № 35, Улле, LE; Усть-Цилемский р-н, левый берег р. Цильмы ниже дер. Номбур, песчано-каменистый бечевник с несомкнутым травяным покровом, в котором преобладают *Trifolium medium* и *Sanguisorba officinalis*, 11 VIII 1979, № 36, Улле, LE.

Длина хромосом — 2.8—1.4 мкм. В кариотипе можно выделить 3 пары длинных (2.6—2.4 мкм) и 3 пары коротких (2—1.4 мкм) хромосом (см. рисунок, *в*). Значение центромерного индекса — 44—43 %.

Несмотря на очень малый размер хромосом, в кариотипе изученных видов можно различить 6 пар длинных и 6 пар коротких хромосом (у *L. peczoricus* соответственно — 3 пары длинных и 3 пары коротких). Эта особенность кариотипа отмечена Larsen и Žertová (1963).

Почти во всех перечисленных выше работах *L. corniculatus* был изучен на микротомных препаратах, что не позволяет провести сравнения с нашими данными. В работе I. Zandstra и W. Grant (1968), в которой для изучения кариотипа *L. corniculatus*, интродуцированного в Канаде, была применена методика давленых препаратов, кариотип более асимметричен.

Интересно отметить, что обособленные географически, но морфологически близкие виды *L. arvensis* и *L. peczoricus*, относящиеся к типовому ряду *Lotus*, имеют различный уровень плоидности: среднеевропейский *L. arvensis* является тетраплоидом, а приуроченный к крайнему северо-востоку Европы *L. peczoricus* — диплоидом. Что касается *L. dvinensis*, условно отнесенного к ряду *Ambigui* Klok., для него установлено то же число хромосом — 2n=24, что и для других представителей ряда — *L. zhegulensis* и *L. ambiguus* Bess. ex Spreng., с которыми он морфологически близок.

ЛИТЕРАТУРА

Висюлина О. Д. Рід *Lotus* L. — В кн.: Флора УРСР. Т. 6. Київ: Від-во АН УРСР, 1954, с. 425—431. — *Клоков М. В.* Критические заметки по роду *Lotus* L. — Бот. материалы (Ленинград), 1953, т. 15, с. 145—149. — *Клоков М. В.* Новые украинские мотыльковые. — Бот. материалы (Ленинград), 1961, т. 21, с. 232—242. — *Куприянова Л. А.* Род Лядвенец — *Lotus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 11. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 284—297. — *Миняев Н. А.* К систематике лядвенца Северо-Запада европейской части СССР. — Бот. материалы (Ленинград), 1957, т. 18, с. 119—141. — *Миняев Н. А.* Род Лядвенец — *Lotus* L. — В кн.: Флора Ленинградской области. Т. 3. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961, с. 99—105. — *Миняев Н. А.* Род Лядвенец — *Lotus* L. — В кн.: Конспект флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970, с. 101—102. — *Миняев Н. А., Улле З. Г.* О видах лядвенца — *Lotus* L., встречающихся на Северо-Востоке европейской части СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 153—161. — *Соколовская А. П.* Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР. — Тр. Лен. общ-ва естествоисп., 1982, т. 75, № 5, с. 59. — *Юзепчук С. В.* Заметки о некоторых новых критических и редких растениях крымской флоры. — Бот. материалы (Ленинград), 1951, т. 14, с. 3—47. — *Юксип А. Я.* Флористические заметки. — Юбил. сб. Общ. естествоисп. при АН ЭССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1953, с. 81—115. — *Хромосомные* числа цветковых растений/Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Chrtková-Žertová A.* A monographic study of *Lotus corniculatus* L. I. Central and Northern Europe. — Rozpr. ČSAV, MPV, Praga, 1973, vol. 83, N 4. 94 p. — *Larsen K.* Cytotaxonomical studies in *Lotus. Lotus corniculatus* s. l. — Bot. Tidsskr., 1954, Bd 51, Hf 2, S. 204—211. — *Larsen K., Žertová A.* On the variation pattern of *Lotus corniculatus* in Eastern Europe. — Bot. Tidsskr., 1963, Bd 59, Hf 3, S. 177—194. — *Larsen K., Žertová A.* The Australian *Lotus* species. A comparative taxonomical study. — Fed. Repert., 1965, Bd 72, Hf 1, S. 1—18. — *Tschehow W., Kartaschowa N.* Karyologisch. systematische Untersuchung der Tribus *Loteae* und *Phaseoleae* Unterfam. *Papilionatae.* — Cytologia, 1932, vol. 3, N 3, p. 221—249. — *Zandstra I., Grant W. F.* The biosystematics of the genus *Lotus* (*Leguminosae*) in Canada. I. Cytotaxonomy. — Canad. J. Bot., 1968, vol. 46, N 5, p. 557—583.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии,
Сыктывкар.

Получено 11 V 1984.

УДК 576.312.7 : 582.4/.9 : 665.347.4

Бот. журн., т. 70, № 5

Н. Г. Глаголева, Е. А. Земскова

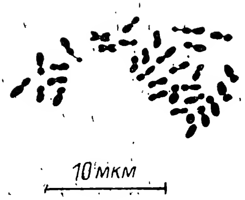
НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЧИСЛАХ ХРОМОСОМ И АРЕАЛАХ ДВУХ КРЫМСКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *EMPEDOCLEA* РОДА *SIDERITIS* (*LAMIACEAE*)

N. G. GLAGOLEVA, E. A. ZEMSKOVA. SOME NEW DATA ON CHROMOSOME NUMBERS AND AREAS OF TWO CRIMEAN SPECIES OF THE SECTION *EMPEDOCLEA* OF THE GENUS *SIDERITIS* (*LAMIACEAE*)

Определены числа хромосом и изучены кариотипы двух видов секции *Empedoclea* рода *Sideritis* — *S. taurica* и *S. catillaris*, произрастающих в Горном Крыму, с целью уточнения систематического положения этих видов. Число хромосом и кариотип *S. catillaris* приводятся впервые. Предполагается, что эти два вида не являются эндемичными для Горного Крыма в связи с находкой в гербарии В. Г. Бессера экземпляров *S. syriaca* и *S. brutia* с о. Сицилия, сходных по внешнему виду с *S. taurica* и *S. catillaris*. Возникает вопрос о приоритетности названия *S. catillaris*.

Согласно «Флоре СССР» (Юзепчук, 1954), на территории Горного Крыма произрастают 6 видов восточно-средиземноморской секции *Empedoclea* (Rafin.) Benth. рода *Sideritis* L. Во «Флоре европейской части СССР» (Гладкова, 1978) отмечено, что эта секция представлена в Крыму одним видом *S. syriaca* L. с двумя подвидами.

В нашей публикации (Глаголева, Фефер, 1971) мы довольно подробно останавливались на той полемике, которая ведется вокруг видов этой секции, произрастающих в Горном Крыму. Применение морфолого-географического метода и метода культуры в иных климатических условиях привело нас к убеждению, что в Горном Крыму произрастают 2 вида этой секции: *S. taurica* Steph. и *S. catillaris* Juz. Эти виды отличаются не только морфологическими признаками (у *S. catillaris* прицветные чешуи шире, крупнее, налегают одна на другую и слабее опушены), но и своей экологией. Оба вида являются нагорными ксерофитами, испытывающими повышенную потребность в свете. Чаще всего в Горном Крыму они растут на обнаженных местах, на мергелистых рухляках, где освещенность повышается еще и в связи с отражающей способностью субстрата. Но *S. taurica* является в Горном Крыму низкогорным растением, растет в предгорьях, а *S. catillaris* — высокогорным, произрастает на яйлах.



Метафазная пластинка *Sideritis catillaris.*

Для уточнения систематического положения этих видов мы применили также кариологический анализ. Были собраны семена из окрестностей Бахчисарая (*S. taurica*) и с Айпетринской и Никитской яйл (*S. catillaris*).

Кариологически род *Sideritis* мало изучен. В литературе приведены числа хромосом 39 видов (Strid, 1965; Kupfer, Favarger, 1967; Favarger, Kupfer, 1968; Gomer-Garsia, 1970a, b; Чуксанова, Капланбекова, 1971). У 26 из них изучены кариотипы на средиземноморском материале (Contandriopoulos, 1978). На отечественном материале были определены числа хромосом только для двух видов: *S. taurica* — 2n=32 на материале из Крыма («Хромосомные числа цветковых растений», 1969) и *S. montana* L. — 2n=16 на материале из Туркмении (Чуксанова, Капланбекова, 1971). Кариотип *S. taurica* исследовала также J. Contandriopoulos.

Для определения числа хромосом и изучения их морфологии применили методику давленых препаратов. Препараты приготовляли из кончиков корней проростков семян. Для предобработки использовали насыщенный раствор монобромнафталина в течение 2 ч. Хромосомы измеряли на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата РА-4.

Для всех трех изученных нами популяций было определено одно хромосомное число 2n=32 и выявлены сходные кариотипы. Кариотип представлен метацентрическими хромосомами (см. рисунок).[1] Хромосомы очень мелкие, близки по степени асимметрии. Длина хромосом в пределах набора — 2.3—1.8 мкм. Центромерный индекс 48—40 %. Одна пара хромосом спутничная. Данные Contandriopoulos для *S. taurica* совпадают с нашими результатами.

Несмотря на сходство кариотипов, мы считаем необходимым сохранить видовой статус этих двух рас, имеющих морфологические и экологические различия. Однако наши исследования последних лет позволяют высказать сомнение в эндемичности для Крыма этих видов. Просматривая гербарий В. Г. Бессера в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, мы нашли несколько экземпляров растений, собранных на о. Сицилия и определенных Бессером как *S. syriaca* L. и *S. brutia* Ten. Мы обнаружили сходство этих экземпляров соответственно с *S. taurica* и *S. catillaris*. Был выписан гербарный материал по этим видам из Гербария Университета г. Флоренции (FL), и при изучении его мы получили возможность проанализировать и сравнить эти виды. Образцы из Италии, определяемые как *S. syriaca*, имеют сходное с *S. taurica* расположение брактей и одинаковые их размеры, но несколько отличаются от последней более плотным опушением. Что же касается *S. brutia*, то итальянские образцы этого вида, рассматриваемого иногда как *S. sicula* Ucria var. *brutia* (Ten.) Fiori, оказались полностью идентичными крымскому *S. catillaris*. *S. brutia* был описан M. Tenore в 1820 г., и это название является приоритетным по отношению к названию *S. catillaris* Juz. Однако для окончательного установления приоритетного названия этого вида потребуется изучение всех таксонов, когда-либо описанных в пределах полиморфного цикла *S. syriaca* s. l.

Искренне благодарим В. Н. Гладкову за помощь, оказанную в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Глаголева Н. Г., Фефер Т. М. До питания про видову різноманітність роду залізниця секції *Empedoclea* (Rafin.) Benth. Кримської флори. — Укр. бот. журн., 1971, т. 28, № 3, с. 313—317. — *Гладкова В. Н.* Род Железница — *Sideritis* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 143—144. — *Хромосомные* числа цветковых растений/ Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Чуксанова Н. А., Капланбекова С. А.* Хромосомные числа некоторых видов *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lindl. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 522—528. — *Юзепчук С. В.* Род Железница — *Sideritis* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 253—273. — *Contandriopoulos J.* Contribution à l'étude cytotaxonomique des *Sideritis* section *Empedoclea* (*Labiatae*). — Plant.

---

[1] Кариотип *S. catillaris* с Никитской яйлы.

Syst. Evol., 1978, vol. 129, N 4, p. 277—289. — *Gomer-Garsia J.* Contribution à la cytotaxonomic du genre *Sideritis* L. — Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 1970a, vol. 270, N 25, p. 3004—3046. — *Gomer-Garsia J.* Notas cariologicas sobre el genero *Sideritis* L. en Espana. — Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 1970b, vol. 27, p. 115—124. — *Favarger C.*, *Kupfer P.* Contribution à la cytotaxonomic de la flore alpine des Pyrénées. — Col. Bot. J., 1968, vol. 7, f. 2, p. 325—352. — *Kupfer P.*, *Favarger C.* Premières prospections cariologiques dans la flore orophile des Pyrénées étude la Sierre Nevada. — Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 1967, vol. 264, N 21, p. 2463—2465. — *Strid A.* Studies in the Aegen flora. VI. Notes on some genera of *Labiatae.* — Bot. Not., 1965, vol. 118, f. 2, p. 104—122.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 V 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 56 : 581 (478.9)

А. Г. Штефырца

НОВЫЕ ВИДЫ РОДОВ *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*) И *MARSDENIA* (*ASCLEPIADACEAE*) В РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. SHTEPHYRTZA. NEW SPECIES OF THE GENUS *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*) AND *MARSDENIA* (*ASCLEPIADACEAE*) FROM EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

В раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) по ископаемым остаткам листочков и листьев описаны новые виды — *Clematis iljinskiae* и *Marsdenia takhtajanii*. *Clematis iljinskiae* из Бурсука является первой находкой этого рода в Молдавии, а представитель рода *Marsdenia* на территории СССР обнаружен впервые. Листочки *C. iljinskiae* наиболее близки к листочкам современного *C. vitalba*, а листья *M. takhtajanii* — к листьям современного евроазиатского *M. erecta*.

Раннесарматская флора Бурсука, известная по результатам исследования ископаемых плодов и семян (Негру, 1972, 1980) и отпечатков листьев (Штефырца, 1974, 1978, 1980, 1982), а также пыльцы (Мицул, 1977), замечательна своим систематическим составом и экологическим типом, отличающими ее от остальных флор этого же возраста европейской части СССР. Флора Бурсука богата родами, редко встречающимися в ископаемом состоянии, в ней установлены роды *Berberis*, *Mahonia*, *Epimedium*, *Morus*, *Pyracantha*, *Pistacia*, *Dioscorea*, *Chamaerops*. К ней относится и род *Marsdenia*, впервые обнаруженный здесь в ископаемом состоянии. Второй ее особенностью является относительное обилие в ней лиан, принадлежащих к родам и видам, которые, за исключением рода *Vitis*, редко встречаются в ископаемом состоянии. Из них ранее были описаны *Cocculus cuneiformis* Stephyrtza, *Hedera* sp. cf. *H. chrysocarpa* Walsh., *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer, *Vitis moldavica* Stephyrtza, *Vitis* sp. cf. *V. candicans* Engelm. et Gray, *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd., *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* Stephyrtza (Штефырца, 1974). Описываемый вид рода *Clematis* увеличивает список лиан флоры Бурсука до 8.

Род *Clematis* по отпечаткам листочков известен с миоцена, по плодам — начиная с олигоцена, а по пыльце — с эоцена. П. И. Дорофеев (1970) по плодам из олигоцена Свердловской обл. описал *Clematis uralensis* Dorof. — единственный ископаемый вид рода, известный на территории европейской части СССР.

Современные североамериканские виды, с которыми сравнивается *C. uralensis*, по листочкам не обнаруживают сходства с описываемым нами видом. Из третичных отложений Западной Европы описаны по остаткам плодов *C. vectensis* E. Reid et M. Chandl. (олигоцен Бембриджа на о. Уайт, Англия); *C. flammula* DC. (средний миоцен Старых Гливиц в Польше); *C.* cf. *vitalba* L. (плиоцен Свальмена, ФРГ и плиоцен Тегелена, Голландия).

По отпечаткам листочков на территории европейской части СССР из сарматской флоры Армавира описан *Clematis* sp. (Кутузкина, 1964), а в третичных отложениях Западной Европы *Clematis* sp. aff. *vitalba* L.? указывается из плиоцена Борсека (Pop, 1936); *Clematis vitalba* L. *fossilis* — в плиоцене Франции (Laurent, 1908), *Clematis pliocenica* Chaney (Chaney, 1935) — в плиоцене Центральной Азии (Куча).

Вид *Clematis iljinskiae* из Бурсука является первой находкой этого рода

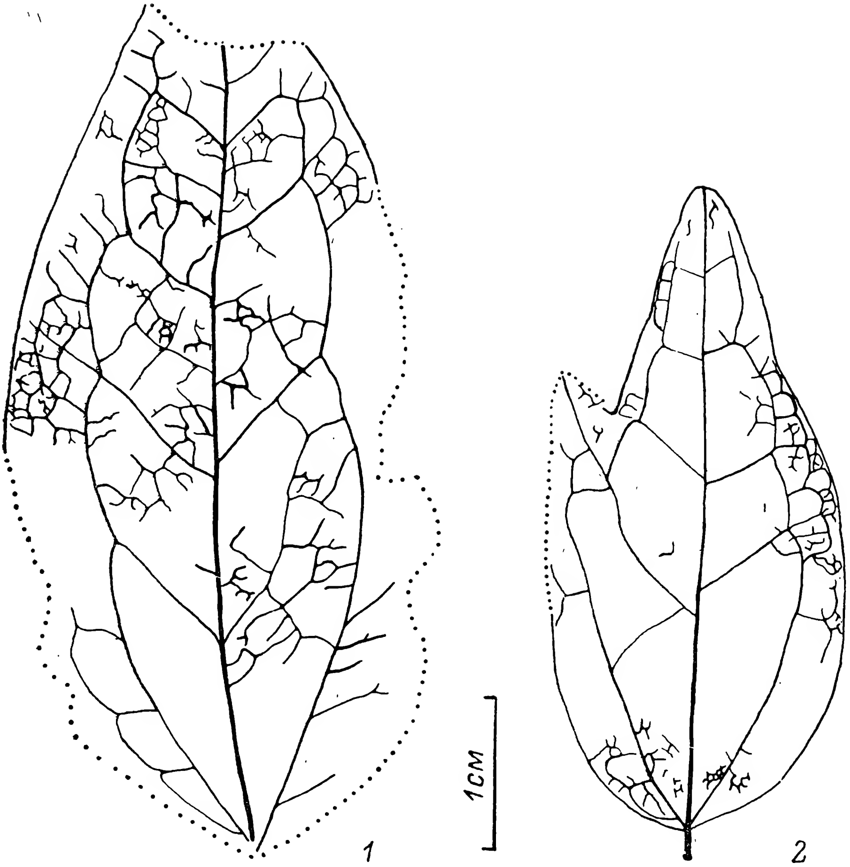


Рис. 1. *Clematis iljinskiae*.

1 — обр. 87, ×2; *2* — голотип, обр. 88, ×2.

в Молдавии, а род *Marsdenia* — на территории СССР. Первый увеличивает список лиан флоры Бурсука, а второй — кустарниковой формации.

Ниже даются описания новых видов.

Ranunculaceae

Clematis L.

В современной флоре род *Clematis* содержит около 230 видов, распространенных преимущественно в умеренных областях северного полушария — в лесах, по берегам рек, по скалам и обрывам, по склонам холмов, в кустарниковых зарослях. Это многолетние травы, полукустарники, часто лианы (Шипчинский, 1954).

Clematis iljinskiae Stephyrtza sp. nov.

(рис. 1; *1*, *2*; табл. I, *1—4*)

Диагноз. Листочки цельные или с одной небольшой короткой лопастью, продолговато-яйцевидные, с округлым основанием и вытянутой верхушкой. Край цельный. Вторичные жилки в числе 5—6, угловатые или слегка изогнутые, очередные, соединяются между собой аркообразными анастомозами. Первая пара вторичных жилок или хотя бы одна из этих жилок отходит от главной немного ниже середины листочка. Между арками, соединяющими вторичные жилки, и краем проходит ряд крупных петель, который выклинивается в верхушке листочка.

Голотип: отпечаток листочка, н. сармат, Бурсук (Молдавия), обр. 88, колл. 4, Кишинев, Ботанический сад (КБС) АН МССР.

Вид назван в честь палеоботаника И. А. Ильинской.

Описание. К данному виду относятся два почти полных листочка. Более крупный из них на обр. 87 (рис. 1, *1*; табл. I, *3*, *4*) — продолговато-яйцевидный листочек без верхушки с поврежденным краем и основанием. Бо́льшая часть отпечатка покрыта фитолеймой. Длина листочка около 6.5 см (сохранилось 5.3), наибольшая ширина — 2.9 см ниже его середины. Край листочка цельный, сохранился полностью в верхней части. От основания листочка под углом 30—35° отходят базальные жилки прямые в основании, а в верхней части заметно дугообразно изогнутые, которые соединяются с первой парой вторичных. Вторичные жилки различаются по количеству — сохранились в числе 4 и 3 (всего было 6 и 4) и расположению на разных половинках. На левой половине листочка нижняя вторичная жилка отходит от главной на расстоянии 1.4 см от основания листочка, это расстояние немногим больше интервала между остальными вторичными жилками. На правой половине листочка первая вторичная жилка отходит на расстоянии 2.7 см от основания листочка — несколько выше второй вторичной жилки на левой половине, тогда как супротивно первой у нее развита тонкая длинная вставочная жилка. Вторичные жилки короткие, попарно сближенные или очередные, а в верхушке листочка почти супротивные, отходят под углом 45—50° и слегка угловатыми арками соединяются друг с другом. Между арками вторичных жилок и краем проходит еще ряд крупных аркообразных угловатых петель, а между ними и краем — еще ряд мелких петель, который в верхушке листочка выклинивается. Прекрасно сохранились жилки всех порядков. Жилки третьего и четвертого порядков образуют крупные угловатые ячейки, жилки пятого порядка делят их на мелкие угловатые ячейки, в последних видны разветвленные альвеолы (табл. I, *4*).

Второй листочек — голотип — обр. 88 (рис. 1, *2*; табл. I, *1*, *2*) продолговато-яйцевидный, 4.5 см дл. и 2 см шир. с постепенно суживающейся верхушкой и округлым основанием. Сохранился остаток черешочка 0.2 см дл. На левой половине листочка развита небольшая лопасть 0.7 см дл. Расстояние между первой парой вторичных жилок и основанием листочка почти в 2 раза больше интервалов между остальными вторичными жилками. Жилкование такое же, как у предыдущего листочка, однако первая пара вторичных жилок кососупротивная; левая из них идет в лопасть. Мелкое жилкование сохранилось местами.

Исследуемые листочки по общей форме, по форме основания, верхушки и по наличию лопасти наиболее близки к листочкам современного *C. vitalba* L. (табл. I, *5*), отличаясь характером жилкования. У ископаемых листочков базальные жилки поднимаются не выше середины, а у большинства современных листочков они поднимаются выше середины. Число рядов мелких петель между арками, соединяющими вторичные жилки, и краем листочка у ископаемого только 2, у современных листочков может быть и 3.

Современный *C. vitalba* распространен в СССР — европейская часть: Карпаты, Молдавия, Крым; Кавказ — Предкавказье, Западное и Восточное Закавказье; за пределами СССР — в Западной Европе, Малой Азии и Северной Америке. Это листопадная лазящая лиана, которая растет в лесах, чаще дубовых, дубово-грабовых, взбираясь по стволам деревьев.

От листочков современного *C. recta* L. ископаемые листочки отличаются бо́льшим углом отхождения базальных жилок, более дугообразными базальными жилками и наличием короткой лопасти, тогда как у вида *C. recta* все листочки цельные, без лопастей.

Современный *C. recta* распространен в европейской части СССР, Молдавии, Кавказе; за пределами СССР — в Средней Европе и Западном Средиземноморье. Многолетнее травянистое растение, которое произрастает в лесах, кустарниках, в речных долинах.

Asclepiadaceae

Marsdenia R. Br.

В современной флоре род *Marsdenia* содержит около 80 видов, распространенных в тропиках и субтропиках. Это листопадные или вечнозеленые, большей частью тропические кустарники или полукустарники (Krüssmann, 1962).

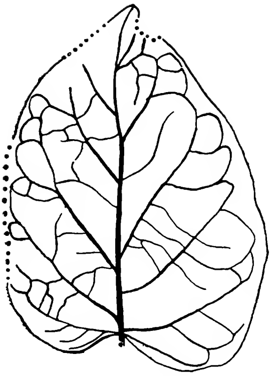


Рис. 2. *Marsdenia takhtajanii*, обр. 788, нат. вел.

Marsdenia takhtajanii Stephyrtza sp. nov.

(рис. 2; табл. II, *1*, *2* — см. вклейку)

Диагноз. Лист обратнояйцевидный, с выемчатым основанием и коротко заостренной верхушкой, заканчивающейся притупленным кончиком. Край цельный. Вторичные жилки в числе 5—6, самые нижние попарно сближенные, верхние очередные, соединяются между собой петлями, образуя систему убывающих петель вдоль края. Между вторичными имеются 1—2 вставочные жилки. Третичные жилки тонкие, извилистые, соединяются косыми анастомозами, а иногда они перпендикулярны вторичным, совпадающие. Жилки четвертого порядка образуют крупные ячейки.

Голотип: отпечаток листа, н. сармат, Бурсук (Молдавия), обр. 788, колл. 1 (КБС).

Вид назван в честь академика А. Л. Тахтаджяна.

Описание. Лист обратнояйцевидный, 4.9 см дл. и 4 см шир.; наибольшая ширина ниже середины листа. Основание сердцевидно-выемчатое, верхушка коротко заостренная, немного отогнута. Край цельный, слегка волнистый, сохранился полностью только на правой половине листа. Главная жилка в нижней части хорошо выражена, утончается по мере приближения к верхушке, в верхней части слегка изгибается. Вторичные жилки в числе 5—6, тонкие, очередные, отходят от главной под углом 45—55°, самые нижние почти супротивные и отходят под бо́льшим углом. В основании листа отходит пара тонких супротивных краевых жилок, которые соединяются петлеобразно с ответвлениями от первой пары вторичных. Все вторичные жилки петлеобразно соединяются друг с другом путем образования систем более мелких петель вдоль края. Между вторичными нормальными жилками в верхней части имеются 1—2 вставочные жилки. Третичные жилки сохранились местами, тонкие, извилистые, соединяются между собой косыми анастомозами.

Листья ископаемого вида из Бурсука обнаруживают сходство с листьями современного евроазиатского вида *M. erecta* (L.) R. Br. (табл. II, *3*, *4*) и некоторое, но меньшее с листьями современного японского *M. tomentosa* L. (табл. II, *5*).

По общей форме листа, по форме его основания и края наибольшее сходство листья ископаемого вида обнаруживают с листьями *M. erecta*, отличаясь притупленной верхушкой и характером жилкования; у ископаемого листа первая пара вторичных жилок попарно сближенная и жилки отходят выше основания листа, тогда как у листьев современного вида первая пара вторичных жилок супротивная. На гербарных экземплярах, собранных в Италии, у некоторых листьев встречается притупленная верхушка.

Современный *M. erecta* — листопадный кустарник, произрастающий по сухим склонам от Албании до Малой Азии, Сирии и Ирана.

С листьями *M. tomentosa* ископаемые сходны больше всего по форме верхушки и по типу жилкования, отличаясь меньшим размером и сердцевидно-выемчатым основанием, тогда как у современного вида листья имеют усеченное, широкое основание.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. Третичные флоры Урала. Л.: Наука, 1970. 65 с. — *Дорофеев П. И.* *Clematis* L. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 107. — *Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, 1964, вып. 5, с. 148—230. — *Мицул Е. З.* Сравнительный анализ результатов изучения ископаемой флоры Молдавии различными палеоботаническими методами. — В кн.: Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1977, с. 93—114. — *Негру А. Г.* Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 170 с. — *Негру А. Г.* Новые данные о раннесарматской флоре с. Барсук в Молдавии. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 1980, № 5, с. 86. — *Шипчинский Н. В.* Сем. *Ranunculaceae* Juss. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 19—43. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974.

153 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука. — Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 366—367. — *Штефырца А. Г.* Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии. — В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 100—102. — *Штефырца А. Г.* Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1221—1227. — *Chaney P. W.* The Kucha flora in relation to the physical conditions in central Asia during the late Tertiary. — Geogr. An., 1935, vol. 17, p. 75—105. — *Krüssmann G.* Händbuch der Laubgehölze. Bd 2. Berlin: Verlag Paul Parey, 1962. 605 S. — *Laurent L.* Flore plaisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). — An. Mus. Hist. Nat. Marseille, Geologie, 1908, vol. 12. 88 p. — *Pop. E.* Die pliozäne Flora von Borsec (Ostkarpathen). — Contrib. Bot. Univ. Cluj. Fac. Sti., 1936, N 1, 184 S.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 18 VII 1984.

УДК 005 : 576.16 : 582.662

Бот. журн., т. 70, № 5

У. Пратов

ТРИ НОВЫХ ВИДА РОДА *CLIMACOPTERA* (*CHENOPODIACEAE*) ИЗ ИРАНА

U. PRATOV. THREE NEW SPECIES OF THE GENUS *CLIMACOPTERA* (*CHENOPODIACEAE*) FROM IRAN

Описаны три новых вида рода *Climacoptera* (*Chenopodiaceae*) из Ирана.

Climacoptera chorassanica Pratov sp. nov. — Planta annua, a basi ramosa, ca 20 cm alta, pilis semiappressis flexuosis longis sparse et patentibus plus minusve flexuosis brevibus dense tecta. Rami foliaque alterna. Folia caulina decurrentia, carnosa, linearia, semiteretia, obtusa, ad 17 mm longa, 1.5 mm lata. Flores alterni, solitarii, in inflorescentiam paniculatam congesti. Folia floralia carnosa; inferiora linearia, semiteretia, obtusa, basi dilatata, ad 13 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis perianthioque longiora; suprema ovata, obtusa, 5 mm longa, 2.5 mm lata, bracteolis et perianthio aequilonga vel eis vix longiora. Bracteolae carnosae, in axilla glomerulo pilorum crisporum praeditae; inferiores lineares, semiteretes, obtusae, basi dilatatae, ad 6 mm longae, 2 mm latae, perianthio longiores; supremae ovatae, obtusae, 4 mm longae, 2.3 mm latae, perianthio vix longiores. Perianthii ad 4.5 mm longi, 15 mm lati (alis inclusis) phylla 5, fructificatione vix infra medium alas horizontales paleaceas praebentia, supra alas pilis semiappressis subflexuosis brevibus dense tecta, sensim conoideo-conniventia. Stamina 5; antherae lineares, 1.5 mm longae, 0.4 mm latae, ad $^1/_4$ partitae, appendicibus albis vesiculiformibus levibus ovatis, quam antherae latioribus sed duplo brevioribus, 0.9 mm longis, 0.6 mm latis. Stigmata e perianthio haud exserta, subulata, 2.2 mm longa, stylo 0.25 mm longo. Semina horizontalia.

Typus: Persia, prov. Chorassan: fl. Rud-Schur 2 farsach (ca 13 km) a Mudznabado, 13 IX 1925, n° 240, fl. et fr., E. G. Czerniakovskaja (LE).

Affinitas. A *C. ferganica* (Drob.) Botsch. antheris brevioribus, earum appendicibus majoribus, foliis floralibus bracteolas et perianthium superantibus, flores supremos attingentibus differt.

Distributio. Iran.

Однолетнее растение, ветвящееся от основания, около 20 см выс., опушенное рассеянными длинными извитыми полуприжатыми и густыми короткими более или менее извитыми оттопыренными волосками. Ветви и листья очередные. Стеблевые листья низбегающие, мясистые, линейные, полувальковатые, тупые, до 17 мм дл. и 1.5 мм шир. Цветки очередные, одиночные, собранные в метельчатое соцветие. Прицветные листья мясистые; нижние линейные, полувальковатые, тупые, в основании расширенные, до 13 мм дл. и 1.5 мм шир., длиннее прицветничков и околоцветника; самые верхние яйцевидные, тупые, 5 мм дл. и 2.5 мм шир., равны прицветничкам и околоцветнику или чуть длиннее их. Прицветнички мясистые, с клубочком курчавых волосков в пазухе; нижние линейные, полувальковатые, тупые, в основании расширенные, до 6 мм дл., 2 мм шир., длиннее околоцветника; самые верхние яйцевидные, тупые, 4 мм дл. и 2.3 мм шир., чуть длиннее околоцветника. Околоцветник до 4.5 мм дл. и 15 мм шир. (с крыльями); листочков околоцветника 5, при плодах немного ниже середины развивающих горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями густо опушенных короткими, слегка извитыми, полуприжатыми волосками, собранных пологим конусом. Тычинок 5; пыльники линейные, 1.5 мм дл. и 0.4 мм шир., разделенные на $^1/_4$; придатки пыльников белые, пузыревидные, гладкие, яйцевидные, шире, но вдвое короче пыльника, 0.9 мм дл. и 0.6 мм шир. Рыльца не выступающие из околоцветника, шиловидные, 2.2 мм дл., на столбике 0.25 мм дл. Семена горизонтальные.

Тип: Персия, пров. Хорасан: р. Руд-Шур в 13 км от Муджнабада, 13 IX 1925, № 240, цв. и пл., Е. Г. Черняковская (LE).

Родство. От *C. ferganica* (Drob.) Botsch. отличается более короткими пыльниками и более крупными придатками пыльников, прицветными листьями, превышающими прицветнички и околоцветник, достигающими самых верхних цветков.

Распространение. Иран.

Climacoptera iranica Pratov sp. nov. — Planta annua, a basi ramosa, 15—30 cm lata, pilis semiappressis flexuosis longis dense dein rariuscule et patentibus plus minusve flexuosis brevibus dense tecta. Rami foliaque alterna. Folia caulina decurrentia, carnosa, linearia, semiteretia, obtusa, ad 12 mm longa, 2 mm lata, cito caduca. Flores alterni, solitarii, in inflorescentiam paniculatam congesti. Folia floralia carnosa, inferiora linearia, semiteretia, obtusa, basi dilatata, ad 12 mm longa, 2 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, suprema ovata, acutiuscula, ad 5 mm longa, 3 mm lata, bracteolis perianthioque aequilonga vel eis vix longiora. Bracteolae carnosae, ovatae, acutiusculae, in axilla glomerulo pilorum crisporum praeditae; inferiores lineares, semiteretes, acutiusculae, basi dilatatae, ad 4.5 mm longae, 2 mm latae, perianthio aequilongae; supremae ovatae, acutae, 4 mm longae, 2.5 mm latae, perianthio vix breviores. Perianthii ad 4.5 mm longi et 12 mm lati (alis inclusis) phylla 5, fructificatione infra medium alas horizontales paleaceas praebentia, supra alas pilis semiappressis crispis sat longis dense tecta, sensim conoideo-conniventia. Stamina 5, antheris linearibus, 3.1 mm longis, 0.4 mm latis ad $^1/_3$ partitis, appendicibus albis vesiculiformibus levibus orbiculari-ovatis, 0.4 mm longis, 0.3 mm latis. Stigmata perianthio valde exserta, subulata, 3.1 mm longa, stylo 0.5 mm longo. Semina horizontalia.

Typus: Iran, Pahlevidej, 14 X 1958, n° 191, fr., T. B. O'Connell (LE).

Affinitas. A *C. iraqensi* Botsch. bracteolis acutiusculis (nec obtusis), antherarum appendicibus brevibus (nec 0.7 mm longis), stigmatibus e perianthio valde exsertis et antheris longioribus differt.

Distributio. Iran.

Однолетнее растение, ветвящееся от основания, 15—30 см выс., опушенное густыми длинными извитыми полуприжатыми, впоследствии редеющими и густыми короткими более или менее извитыми оттопыренными волосками. Ветви и листья очередные. Стеблевые листья низбегающие, мясистые, линейные, полувальковатые, тупые, до 12 мм дл. и 2 мм шир., рано опадающие. Цветки очередные, одиночные, собранные в метельчатое соцветие. Прицветные листья мясистые; нижние линейные, полувальковатые, тупые, в основании расширенные, до 12 мм дл. и 2 мм шир., длиннее прицветничков и околоцветника; самые верхние яйцевидные, островатые, до 5 мм дл. и 3 мм шир., равны прицветничкам и околоцветнику или чуть длиннее их. Прицветнички мясистые, яйцевидные, островатые, с клубочком курчавых волосков в пазухе; нижние линейные, полувальковатые, островатые, в основании расширенные, до 4.5 мм дл. и 2 мм шир., равны околоцветнику; самые верхние яйцевидные, острые, 4 мм дл. и 2.5 мм шир., чуть короче околоцветника. Околоцветник до 4.5 мм дл. и 12 мм шир. (с крыльями); листочков околоцветника 5, при плодах ниже середины развивающих горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями густо опушенных сравнительно длинными, курчавыми полуприжатыми волосками, собранных пологим конусом. Тычинок 5; пыльники линейные, 3.1 мм дл.

и 0.4 мм шир., разделенные на $^1/_3$; придатки пыльников белые, пузыревидные, гладкие, округло-яйцевидные, 0.4 мм дл. и 0.3 мм шир. Рыльца сильно выступающие из околоцветника, шиловидные, 3.1 мм дл., на столбике 0.5 мм дл. Семена горизонтальные.

Тип: Iran: Pahlevidej, 14 X 1958, n° 191, fr., T. B. O'Connell (LE).

Родство. От *C. iraqensis* Botsch. отличается островатыми (а не тупыми) прицветничками, короткими (не 0.7 мм дл.) придатками пыльников, рыльцами, сильно выступающими из околоцветника, и более длинными пыльниками.

Распространение. Иран.

Climacoptera botschantzevii Pratov sp. nov. — Planta annua, a basi ramosa, ramis inferioribus elongatis ad 60 cm altis, pilis semiappressis mollibus flexuosis longis sparse et mollibus plus minusve flexuosis brevibus sat dense (in inflorescentia praecipue) tecta vel subglabra. Rami foliaque alterna. Folia caulina decurrentia, carnosa, linearia, semiteretia, obtusa, cito caduca, ad 18 mm longa, 1.5 mm lata. Flores solitarii, alterni, in inflorescentiam paniculatam congesti. Folia floralia carnosa, inferiora linearia, semiteretia, obtusa, basi dilatata, ad 12 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, suprema late ovata, obtusa, 4 mm longa, 2.5 mm lata, bracteolis perianthioque aequilonga vel eis vix breviora. Bracteolae carnosae, in axilla glomerulo pilorum crisporum praeditae, inferiores superioribus subconformes, ovatae, 5 mm longae, 2.5 mm latae, perianthio aequilongae. Perianthii ad 5 mm longi phylla 5, fructificatione infra medium alas horizontales paleaceas praebentia, supra alas pilis semiappressis mollibus brevibus tecta, conoideo-conniventia. Stamina 5; antherae lineares, 2.1 mm longae, 0.3 mm latae, ad $^1/_3$ partitae, appendicibus albis vesiculiformibus levibus orbiculari-ovatis, 1.1 mm longis, 1 mm latis. Stigmata e perianthio haud exserta, subulata, ca 2 mm longa, stylo 0.4 mm longo. Semina horizontalia.

Typus: Persia. In pratis salsugineis inter Samech et Hawech, 7 VIII 1902, n° 607, fl., Th. Alexeenko (LE).

Affinitas. A *C. glaberrima* Botsch. tam perianthii phyllis quam aliis plantae partibus pilosis differt.

Distributio. Iran.

Однолетнее растение, ветвящееся от основания, с удлиненными нижними ветвями, до 60 см выс., опушенное рассеянными длинными извитыми мягкими полуприжатыми и сравнительно густыми (особенно в соцветии) короткими более или менее извитыми мягкими волосками или же почти голое. Ветви и листья очередные. Стеблевые листья низбегающие, мясистые, линейные, полувальковатые, тупые, раноопадающие, до 18 мм дл. и 1.5 мм шир. Цветки одиночные, очередные, собранные в метельчатое соцветие. Прицветные листья мясистые; нижние линейные, полувальковатые, тупые, в основании расширенные, до 12 мм дл. и 1.5 мм шир., длиннее прицветничков и околоцветника; самые верхние широкояйцевидные, тупые, 4 мм дл. и 2.5 мм шир., равны прицветничкам и околоцветнику или чуть короче их. Прицветнички мясистые, с клубочком курчавых волосков в пазухе, нижние мало отличаются от верхних, яйцевидные, 5 мм дл. и 2.5 мм шир., равны околоцветнику. Околоцветник до 5 мм дл.; листочков околоцветника 5, при плодах ниже середины развивающих горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями опушенных короткими мягкими полуприжатыми волосками, собранных конусом. Тычинок 5; пыльники линейные, 2.1 мм дл. и 0.3 мм шир., разделенные на $^1/_3$; придатки пыльников белые, пузыревидные, гладкие, округло-яйцевидные, 1.1 мм дл. и 1 мм шир. Рыльца не выступающие из околоцветника, шиловидные, около 2 мм дл., на столбике 0.4 мм дл. Семена горизонтальные.

Тип: Persia. In pratis salsugineis inter Samech et Hawech, 7 VIII 1902, n° 607, fl., Th. Alexeenko (LE).

Родство. От *C. glaberrima* Botsch. отличается наличием волосков как на листочках околоцветника, так и на других органах растений.

Распространение. Иран.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Поступило 1 VIII 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (235.224)

С. А. Тимохина

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ХРЕБТА ВОСТОЧНЫЙ ТАННУ-ОЛА (ТУВИНСКАЯ АССР)

S. A. TIMOKHINA. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE EASTERN TANNU-OLA MOUNTAIN RANGE (TUVA ASSR)

Приведены 38 видов сосудистых растений, дополняющих флору хр. Восточный Танну-Ола. Растения собраны в Южной Туве, отличающейся по природно-климатическим условиям от других районов Тувинской АССР, и являются редкими видами не только во флоре хребта, но и во флорах Тувинской АССР и СССР.

При обработке гербарных материалов, собранных нами при обследовании флоры окрестностей с. Ак-Чыра, расположенного на южных склонах хр. Восточный Танну-Ола, отмечено 38 видов растений, не включенных в список сосудистых растений этого хребта (Ханминчун, 1977, 1980). Ряд флористических материалов из Южной Тувы мы опубликовали; отмечены новые для флоры Тувинской АССР виды (Красноборов и др., 1975); виды, новые для флоры СССР (Тимохина, 1976, 1977; Тимохина, Ханминчун, 1976, 1977); новый для науки вид (Тимохина, 1980).

Приводим список сосудистых растений, дополняющих флору хр. Восточный Танну-Ола, с указанием их местообитаний, так как некоторые из них являются редкими во флоре хребта, а также во флорах Тувинской АССР и СССР. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), дублеты — в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Семейства в списке расположены по системе Энглера, роды и виды — по алфавиту. Названия видов даны по «Флоре СССР» (1934—1963) с учетом дополнений и изменений (Черепанов, 1973, 1981).

Potamogeton natans L. — Собран в воде озерка в пойме р. Холу.

Alisma plantago-aquatica L. — Растет на осоковых болотах в пойме р. Холу.

Glyceria triflora (Korsh.) Kom. — Встречается по берегу протоки в пойме р. Холу.

Hordeum bogdanii Wilensky. — Собран на злаковом солонцеватом лугу в пойме р. Холу. Редкое. В Туве известно одно местонахождение.

H. roshevitzii Bowden. — Распространен на злаковых солонцеватых лугах в пойме р. Холу, встречается в зарослях кустарников.

Puccinellia macranthera V. Krecz. — Растет на злаково-разнотравных лугах и около жилья.

P. schischkinii Tzvel. — Растет на осоково-ситниковых солонцеватых лугах и в тростниковых займищах по берегу оз. Амдайгын-Холь. Редкое. В Тувинской АССР известно одно местонахождение.

Bolboschoenus planiculmis (Fr. Schmidt) Egor. — Собран в тростниковых займищах по берегу оз. Амдайгын-Холь.

Carex rostrata Stokes. — Растет на осоковых болотах в пойме р. Холу.

Asparagus tamariscinus Ivanova ex Grub. — Собран в чиевой степи и на злаковом солонцеватом лугу. Редкое.

Salix dasyclados Wimm. — Образует заросли по высохшему руслу р. Холу, растет по берегу протоки в пойме р. Холу.

Fagopyrum esculentum Moench. — Встречается в щебнистых опустыненных степях.

Polygonum minus Huds. — Собран в тростниковых зарослях по берегу озерка в пойме р. Холу. Редкое.

Rumex ucranicus Fisch. ex Spreng. — Растет на сырых лугах по берегу протоки в пойме р. Холу и в тростниковых займищах по берегу оз. Амдайгын-Холь. Редкое.

Atriplex patens (Litv.) Iljin. — Растет на злаковых солонцеватых лугах и в чиевой степи.

Salsola abrotanoides Bunge. — Растет на солончаках по берегу оз. Амдайгын-Холь. Редкое. Во флоре СССР известно одно местонахождение.

S. monoptera Bunge. — Растет на щебнистых осыпях. Редкое.

S. passerina Bunge. — Встречается на солончаках по берегу оз. Амдайгын-Холь. Редкое.

Brassica juncea (L.) Czern. — Растет около жилья, на сорных местах.

Dontostemon senilis Maxim. — Распространен на южных склонах хр. Восточный Танну-Ола в составе ковыльково-нанофитоновых, каменистых кустарниково-разнотравных и щебнистых опустыненных степей и в тополевом лесу по сухому галечниковому руслу р. Холу. Редкое.

Lepidium affine Ledeb. — Растет на солонцеватых злаково-разнотравных лугах.

Astragalus danicus Retz. — Встречается на злаково-разнотравных лугах в пойме р. Холу.

A. macroceras C. A. Mey. — Собран в змеевково-нанофитоновой степи. Редкое во флоре Тувинской АССР.

A. polozhiae Timochina. — Растет в змеевково-нанофитоновых и ковыльково-нанофитоновых степях. Эндемик Тувы. Известно одно местонахождение.

A. tibetanus Benth. ex Bunge. — Растет в чиевой степи и на солонцеватых злаково-разнотравных лугах.

Callitriche palustris L. — Собран в пойме р. Холу в воде старицы.

Peucedanum falcaria Turcz. — Растет на солонцеватых злаково-разнотравных и осоково-ситниковых лугах в пойме р. Холу и по берегу оз. Амдайгын-Холь.

Sium suave Walt. — Растет на осоковых болотах в пойме р. Холу.

Lomatogonium rotatum (L.) Fries ex Fern. — Собран среди зарослей кустарников в пойме р. Холу. Во флоре хр. Восточный Танну-Ола отмечено одно местонахождение.

Lappula marginata (Bieb.) Guerke. — Собран в пойме р. Холу по берегу озерка среди зарослей тростника.

Scutellaria galericulata L. — Растет на осоковых болотах в пойме р. Холу.

Utricularia vulgaris L. — Собран в воде озерка в пойме р. Холу и в воде оз. Амдайгын-Холь.

Galium aparine L. — Растет на сырых лугах среди зарослей караганы в пойме р. Холу.

Artemisia rutifolia Steph. ex Spreng. — Собрана в тополевом лесу по сухому галечниковому руслу р. Холу. Редкое.

Asterothamnus poliifolius Novopokr. — Растет по южным склонам хр. Восточный Танну-Ола в составе ковыльково-нанофитоновых и щебнистых кустарниково-злаково-разнотравных степей и в тополевом лесу по сухому галечниковому руслу р. Холу. Редкое в Тувинской АССР.

Bidens tripartita L. — Растет на сырых лугах по берегу протоки в пойме р. Холу и на осоковых болотах.

Prenanthes angustifolia Boulos. — Растет на солонцеватых злаково-разнотравных лугах в пойме р. Холу и по берегу оз. Амдайгын-Холь. Редкое в Тувинской АССР.

Saussurea davurica Adams. — На солонцеватых злаково-разнотравных лугах в пойме р. Холу и по берегу оз. Амдайгын-Холь.

ЛИТЕРАТУРА

Красноборов И. М., Тимохина С. А., Ханминчун В. М. Новинки флоры Тувинской АССР. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 373—379. — *Тимохина С. А. Dontostemon senilis* Maxim. (*Cruciferae*) — новый вид во флоре СССР. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 247—249. — *Тимохина С. А. Salsola abrotanoides* Bunge — новый вид для флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 73—74. — *Тимохина С. А.* Новый вид рода *Astragalus* L. (*Fabaceae*) из Тувинской АССР. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1796—1798. — *Тимохина С. А., Ханминчун В. М. Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. et Krasch. — новый вид во флоре СССР. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 5, с. 730—732. — *Тимохина С. А., Ханминчун В. М.* Об *Allium mongolicum* Regel во флоре Тувинской АССР. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 82—84. — *Флора* СССР, тт. I—XXX. 1934—1963, М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука. — *Ханминчун В. М.* Конспект флоры хребта Восточный Танну-Ола. — В кн.: Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск: Наука, 1977, с. 33—163. — *Ханминчун В. М.* Флора Восточного Танну-Ола (Южная Тува). Новосибирск: Наука, 1980. 120 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 20 IV 1984.

УДК 005.576.16.575.4

Бот. журн., т. 70, № 5

Д. К. Курбанов

НОВИНКИ ФЛОРЫ КЮРЕНДАГА И ДРУГИХ НИЗКОГОРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

D. K. KURBANOV. NEW ADDITIONS TO THE FLORA OF KJURENDAG AND THE OTHER LOW MOUNTAIN REGIONS OF NORTH-WEST KOPETDAGH

Сообщается о 16 новых находках в Кюрендаге и других низкогорьях северо-западного Копетдага.

Флора Кюрендага и других низкогорий северо-западного Копетдага после весенней экспедиции 1984 г. пополнилась еще 16 новинками. Среди них новые виды для флоры Средней Азии, Туркмении, Западно-Копетдагского флористического округа, а также для флоры Кюрендага.

Новый вид для флоры Средней Азии

Salsola tomentosa (Botsch.) Botsch. — В урочище Иланлы, на северных склонах хр. Иланлы, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Новый вид для флоры Туркмении

Erophila minima C. A. Mey. — В урочище Сонгудаг, на юго-западных каменистых склонах, в районе старой заставы, в группировках шибляка и арчевников. Ареал восточно-средиземноморский.

Новые виды для флоры Западно-Копетдагского флористического округа

Poa nevskii Roshev. ex Ovcz. — В урочище Дойрон, в западной части горы Дойрон, на лёссово-щебнистых склонах, в группировках арчевников. Ареал восточно-средиземноморский.

Climacoptera sukaczevii Botsch. — В урочище Искандер, на засоленных глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский пустынный.

Stellaria pallida (Dumort.) Piré. — В урочище Сонгудаг, на каменисто-щебнистых склонах, в районе старой заставы, в группировках шибляка. Ареал европейско-древнесредиземноморский.

Lepidium crassifolium Waldst. et Kit. — В урочище Тргой, в окрестностях небольших сероводородных родников, на склонах палеогеновых глин, в группировках гидрофильных вариантов полынно-солянковых пустынь. Ареал южноевропейско-древнесредиземноморский.

Cephalorrchynchus kossynskyi (Krasch.) Kirp. — В урочище Дуечи, на северных каменистых склонах, в трещинах скал, в группировках шибляка. Ареал копетдаг-хорасанский.

Artemisia absinthium L. — В урочище Сонгудаг, на юго-западных каменистых склонах, в группировках шибляка. Ареал голарктический.

Новые виды для флоры Кюрендага

В Кюрендаге собраны следующие новинки: *Stipa drobovii* (Tzvel.) Czer., *Merendera jolantae* Czerniak., *Gagea chomutovae* (Pasch.) Pasch., *G. afghanica* Terr., *Tulipa buhseana* Boiss., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Cryptospora omissa* Botsch., *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr.

Гербарные образцы новинок флоры Кюрендага хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН ТССР (ASH).

Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 11 VII 1984.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 : 581.526.33 (47)

М. С. Боч

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ БОЛОТ СЕВЕРО-ЗАПАДА РСФСР И ОРГАНИЗАЦИЯ ИХ ОХРАНЫ

M. S. BOCH. RARE PLANTS OF THE MIRES IN THE NORTH-WEST OF RSFSR AND ORGANIZATION OF THEIR CONSERVATION

Приведены 20 редких растений болот Ленинградской, Новгородской и Псковской областей, относящихся к следующим типам ареалов: атлантическому, гипоарктическому, среднеевропейскому горному и средиземноморско-среднеевропейскому. Охарактеризованы их экология и фитоценологическая роль, рассмотрены вопросы охраны.

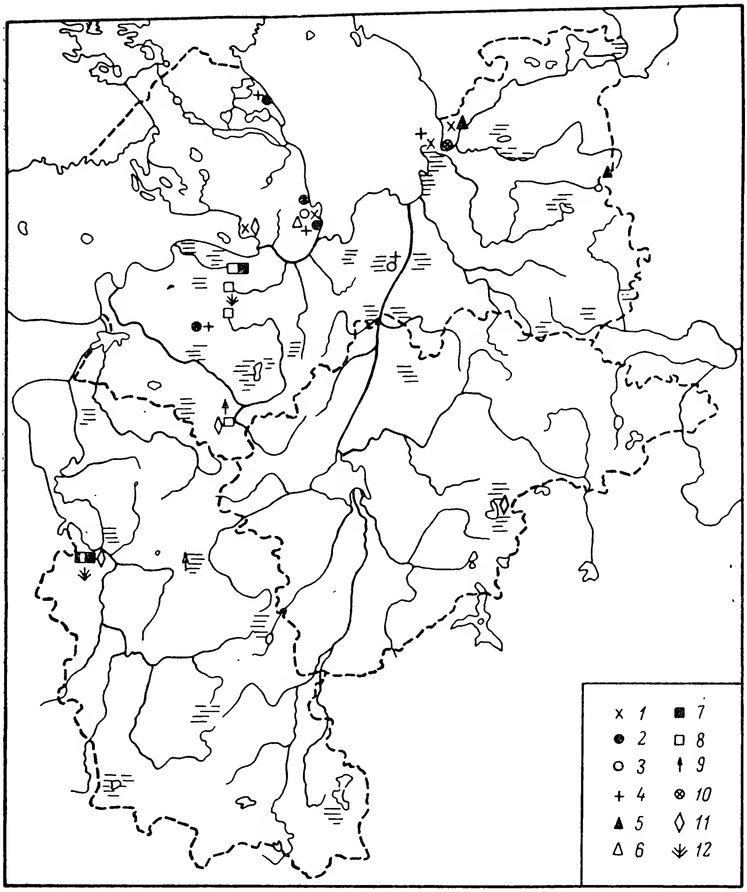
Болота различных природных зон часто являются местообитаниями редких или находящихся на границе ареала видов растений. Этому способствует ряд особенностей болотных местообитаний и прежде всего их разнообразие — от сухих до крайне влажных, от кислых до нейтральных, как светлых безлесных, так и лесных сильно затененных, причем крайние показатели по этим параметрам могут быть встречены в пределах одного болотного массива, так что растение может поселиться на болоте в наиболее подходящих для него условиях. С другой стороны, из-за неблагоприятных условий местообитаний для растений — перенасыщенность водой, низкие температуры корнеобитаемого слоя, анаэробность, бедность субстрата на верховых болотах, постоянный прирост поверхности болот — конкуренция на болотах менее значительна, чем в лесах или на лугах. Кроме того, болота являются труднодоступными и потому укромными местообитаниями, в значительной степени мало нарушенными человеком. Все эти обстоятельства дают возможность растениям использовать их как пути миграции или убежища при сокращении ареалов, что относится не только к болотным видам. Именно по болотам проходят северная граница распространения гипоарктиков (морошка, багульник, карликовая березка) в субарктических тундрах и их южная граница в зоне широколиственных лесов, тогда как в центре ареала они встречаются и на минеральных почвах. На болота Восточной Европы заходят атлантические виды (*Myrica gale*, *Erica tetralix*, *Rhynchospora fusca*, *Drosera intermedia*), средиземноморско-среднеевропейские (*Cladium mariscus*), горные среднеевропейские (*Swertia perennis*, *Schoenus ferrugineus*). Большим числом эндемичных и реликтовых видов характеризуются болота аридных и горных стран.

На северо-западе европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) также известен ряд довольно редких болотных видов, находящихся на границе своего ареала в Европе. Это обусловливается климатическими особенностями региона (наличие черт морского и континентального климатов), историческими особенностями его формирования (оледенения, чередование теплых и холодных периодов поздне- и послеледниковья), разнообразием рельефа и почв (Миняев, Ниценко, 1971).

В данной статье будут рассмотрены особенности местообитаний и существующее положение с охраной 20 редких видов болот,[1] 4 из которых являются ред-

---

[1] Это число составляет около $^2/_3$ флоры редких видов болот региона, остальные 11 видов здесь не рассматриваются, так как они или более часто отмечены вне болот, чем на них, или мы их не встречали на болотах. Это следующие виды: *Equisetum variegatum*, *Carex hartmannii*, *C. tenuiflora*, *Eleocharis quinqueflora*, *Juncus squarrosus*, *J. nodulosus*, *Tofieldia calyculata*, *Montia fontana*, *M. lamprosperma*, *Senecio congestus*, *Ligularia sibirica*.



Местонахождения редких растений болот северо-запада РСФСР (по данным автора).

1 — *Lycopodiella inundata*, 2 — *Rhynchospora fusca*, 3 — *Juncus stygius*, 4 — *Drosera intermedia*, 5 — *Baeothryon cespitosum*, 6 — *Carex livida*, 7 — *Schoenus ferrugineus*, 8 — *Carex hostiana*, 9 — *Cladium mariscus*, 10 — *Aldrovanda vesiculosa*, 11 — *Carex davalliana*, 12 — *Swertia perennis*. *Заштрихованы* районы экспедиционных работ автора (1976—1984 гг.) (помимо мест, отмеченных значками).

кими почти по всей территории СССР и занесены в «Красную книгу СССР» (1978) (*Carex davalliana*, *Cladium mariscus*, *Rhynchospora fusca*, *Myrica gale*), 4 вида включены в список готовящейся к публикации «Красной книги РСФСР» (*Aldrovanda vesiculosa*, *Liparis loeselii*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Swertia perennis*), а другие находятся на границах ареалов. Все эти виды входят в число охраняемых в Ленинградской обл.

При написании работы, помимо литературных источников, использованы устные сообщения Н. Н. Цвелева и А. О. Хааре и материалы Северо-западной геоботанической экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в которой автор принимала участие в 1976—1984 гг. Местами работ экспедиции были практически все районы Ленинградской обл., север и юг Псковской обл. (Псковский, Печорский, Порховский, Бежаницкий, Куньинский, Себежский районы) и некоторые районы Новгородской обл., что охватило все флористические районы Северо-Запада («Определитель. . .», 1981). Конечно, маршруты экспедиции выявили далеко не все местообитания редких видов болот Северо-Запада, но все же были найдены новые места их распространения, подтверждены некоторые ранее известные местообитания и сделаны описания растительных сообществ, в которых эти растения встречаются. Ряд местообитаний был взят под охрану или предложен к охране. На рисунке показаны местонахождения ряда описанных ниже видов.

Редкие виды растений болот Северо-Запада целесообразно рассмотреть по типам ареалов.

1. Атлантические виды

К числу редких атлантических видов болот региона относятся *Lycopodiella inundata*, *Rhynchospora fusca*, *Juncus stygius*, *Drosera intermedia*, *Myrica gale*. Все они находятся в описываемом регионе на восточной границе ареала.

1.1. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub. Ликоподиелла заливаемая. Редкий в СССР реликтовый вид. Встречается преимущественно на западе Ленинградской и севере Псковской областей. Предпочитает слабозаросшие молодые или нарушенные поверхности: прибрежные пески, зарастающие умеренно увлажненные песчаные и торфяные карьеры со слабым развитием сфагнового покрова, где растет вместе с другим атлантическим видом — *Drosera intermedia* или с *D. rotundifolia*.

Вид обычно в небольшом обилии распространен на сырых бедных субстратах с малым покрытием растительности. Возможно, это один из пионеров их зарастания, впоследствии не выдерживающий конкуренции. По экологии он близок к *D. intermedia*. Охраняется в Ленинградской обл. на территории Нижнесвирского заповедника.

1.2. *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. fil. Очеретник бурый.

Редкий в СССР реликтовый вид, включенный в «Красную книгу СССР» (1978). На северо-западе встречается лишь в Ленинградской обл.: на востоке Карельского перешейка на 5 болотах и у оз. Щучье и в районе ст. Молосковицы Волосовского р-на на болоте Большой мох; на восточное побережье Ладожского озера не заходит (см. рисунок). Мезоэвтрофный вид аапа-болот, более требовательный к питанию, чем *Rh. alba*, который широко распространен на верховых болотах Восточной Европы (за исключением ее крайней восточной части). Облигатный болотный вид, сформировавшийся на болотах умеренно теплых областей (Богдановская-Гиенэф, 1946), предпочитает слабо заросшие, молодые, очевидно, в прошлом нарушенные субстраты — карьеры торфяных болот, а также сплавины и безмоховые мочажины, где образует на торфе различной мощности (от 0.2 до 2 м) от почти чистых зарослей (покрытие 20 %) до смешанных с *Rh. alba*. Моховой покров обычно выражен слабо (до 20 %) и сложен *Sphagnum subsecundum*, *S. jensenii*, *S. papillosum*, *S. compactum*. Уровень воды +2—8 см. Описанные ценозы отнесены мною к асс. Rhynchosporetum fuscae. Очевидно, очеретник бурый — вид со слабыми конкурентными способностями и вытесняется очеретником белым при совместном произрастании. Территориально в Ленинградской обл. не охраняется, но в список охраняемых видов включен.

1.3. *Juncus stygius* L. Ситник стигийский.

Редкий в регионе вид, находящийся на юго-восточной границе ареала, самые восточные точки которого отмечены на юго-западном побережье Ладожского озера. Был встречен здесь на 3 болотах аапа-типа, а также на болоте Соколий мох на левом берегу р. Волхов. В целом редок по всему региону. Мезоэвтрофный облигатный вид болот, преимущественно аапа-типа, встречающийся в небольших количествах (1—2 % покрытий) в их мочажинах в сообществах вахты *Menyanthes trifoliata*, хвоща *Equisetum fluviatile* и *Carex chordorrhiza* (уровень воды +5—1 см) (асс. Caricetum chordorrhizae и C. lasiocarpae). Характерен для аапа-болот средней и северной Карелии. Территориально на Северо-Западе не охраняется.

1.4. *Drosera intermedia* Hayne. Росянка промежуточная. Редкий в регионе амфиатлантический вид, северо-восточная граница ареала которого отмечена на юго-восточном берегу Ладожского озера. В Псковской и Новгородской областях достоверно не подтвержден. Факультативный для болот, мезотрофный вид, сформировавшийся в болотных моховых ценозах умеренно теплых областей (Богдановская-Гиенэф, 1946). Предпочитает мочажины, лишенные мохового покрова с уровнем воды +2—5 см, покрытые голым торфом, илом или коркой печеночных мхов. Более влаголюбивый вид, чем *D. rotundifolia*, и менее, чем *D. anglica*, отличается от них еще более мезотрофным характером (отсутствует в мочажинах верховых болот) и встречается в мочажинах аапа-болот, на зарастающих торфяных карьерах и даже на сыром песке, иногда в значительных количествах. В Приладожье обычно произрастает вместе с *Rhynchospora fusca*, *R. alba*, осоками, вахтой, иногда *Baeothryon cespitosum*, *Juncus stygius*, *Carex livida*, т. е. в осоковых или очеретниковых ассоциациях. Территориально не охраняется.

Группа редких атлантических видов обычно произрастает вместе в одних и тех же сообществах, так как экология их довольно сходна. Например, *Rhynchospora fusca* встречается вместе с *Drosera intermedia* и *Lycopodiella inundata*; *Juncus stygius* — с *D. intermedia*, но они могут встречаться и вне этой «свиты»: на болотах сходных типов, расположенных поблизости, могут расти 1 или 2 из этих видов, а на другом — 2—3 других. Например, на приладожских болотах Лазаревском и Гонтовом Всеволожского р-на Ленинградской обл. растут *Juncus stygius* и *Drosera intermedia*, а на болоте у 12-го поселка в 7 км юго-восточнее — *Rhynchospora fusca*, *Drosera intermedia*, *Lycopodiella inundata*.

1.5. *Myrica gale* L. Восковник болотный. Вид отмечен в «Красной книге СССР» (1978); восточнее Карельского перешейка не заходит. Встречается иногда весьма обильно на мезотрофных сфагновых болотах, прилегающих к Финскому заливу. Эдификатор одноименной ассоциации. Болота, где произрастает *M. gale*, молоды и имеют мелкий торф (до 1 м). Судя по состоянию популяций даже на подсушенном Лахтинском болоте близ Ленинграда, ареал вида на Северо-Западе можно рассматривать как прогрессивный. Территориально не охраняется.

Приуроченность атлантических видов к побережьям Финского залива и Ладожского озера, где они находятся на востоке своих ареалов, позволяет предположить, что они появились здесь в субатлантический период, заняв территории, освободившиеся от морских бассейнов, и в результате отступания последней трансгрессии Ладоги. Болота, где встречаются эти виды, молоды и имеют мелкий слой торфа (до 1 м). На более зрелых болотах прибрежных районов Северо-Запада этих видов нет. Часть их, очевидно, имеет невысокую конкурентную способность и поселяется на молодых болотах субатлантического возраста, не достигших олиготрофной стадии развития, со слабо выраженным сфагновым покровом. Проникновение их на восток, возможно, обусловлено, помимо наличия соответствующих местообитаний, и изменением климата в сторону большей влажности в субатлантическое время. Таким образом, на Северо-Западе создались условия, близкие к таковым в основной части ареала этих видов, т. е. в Западной Европе (Hultén, 1958). Судя по состоянию популяций и встречаемости их на многих сходных местообитаниях региона, их ареалы можно рассматривать как прогрессивные.

2. Гипоарктические виды

Из болотных видов региона к этой группе относятся *Baeothryon cespitosum*, *Carex livida*, *Pinguicula vulgaris*, *Saxifraga hirculus*.

2.1. *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. Пухонос дернистый. Гипоарктомонтанный циркумполярный вид с разорванным ареалом (Богдановская-Гиенэф, 1946; Миняев, 1969б). На Северо-Западе отмечен лишь в нескольких пунктах: на восточном побережье Финского залива, на юго-западном и юго-восточном побережьях Ладоги и на Вепсовской возвышенности; находится здесь на крайней южной границе ареала (в пределах Северо-Запада). Встречается на сфагновых олигомезотрофных болотах, в том числе и аапа-типа, на низких (до 20 см) плоских сфагновых грядах и «коврах» с уровнем воды 0—10 см, где доминирует вахта, *Carex rostrata*, иногда — тростник, *Sphagnum papillosum*, *S. fallax* (асс. Baeothryeto—Sphagnetum papillosi). Иногда может встречаться и в мочажинах аапа-болот с вахтой, *Carex lasiocarpa* (асс. Carietum lasiocarpae). На Вепсовской возвышенности был отмечен на двух верховых безлесных очень топких сфагновых болотах на «коврах» и в мочажинах с деградирующим моховым покровом, сложенным *Sphagnum majus*, *S. balticum*, печеночными мхами с примесью лишайника *Cetraria hiascens*. Покрытие пухоноса дернистого достигало здесь 5—10 %, в составе сообществ доминировала *Rhynchospora alba*. На Приладожских болотах часто встречается в одних сообществах с атлантическими видами (см. выше). Подстилаемые торфа преимущественно очень мелкие (до 0.5 м), за исключением болот Вепсовской возвышенности, где их мощность 2—3 м. Создается впечатление, что на Северо-Западе пухонос дернистый связан с недавно сформированными ценозами (карьеры, молодые болота) или с нарушенным деградирующим сфагновым ковром, тогда как на Западе (например, в Эстонии) это — типичный вид глубоких олиготрофных сфагновых болот с вереском.

Охраняется в заказнике «Вепский лес» и в Нижнесвирском заповеднике.

По данным Н. А. Миняева (1969б), пухонос дернистый проник на Северо-Запад в субатлантическое время, продвигаясь с севера по побережьям Балтийского моря и Ладожского озера, а также по возвышенностям, чем и объясняется его местонахождение на болотах Вепсовской возвышенности.

2.2. *Carex livida* (Wahlenb.) Willd. Осока свинцово-зеленая. Очень редкий в регионе гипоарктический вид с разорванным циркумполярным ареалом. На Северо-Западе отмечен лишь близ Ленинграда и на юго-западном побережье Ладожского озера (болото Гонтовое), находясь здесь на юго-восточной границе ареала. Является доминантом сообществ сильнообводненных мочажин (уровень воды +3 см) (асс. Caricetum lividae) с вахтой, хвощом, *Drosera intermedia* и очеретником белым, расположенных на молодом приладожском болоте аапатипа (глубина торфа — 0.5 м). Время появления *C. livida* в данном регионе — по крайней мере середина субатлантического периода (после трансгрессии Ладоги). Территориально не охраняется.

2.3. *Pinguicula vulgaris* L. Жирянка обыкновенная. Редкий реликтовый гипоарктический океанический вид с разорванным циркумполярным ареалом, встречающийся преимущественно в западных районах Северо-Запада. Растение эвтрофных ключевых болот и болотистых лугов на карбонатных породах, где занимает умеренно влажные субстраты (уровень воды +1—5 см). Покрытие жирянки обыкновенной невелико (до 1 %), она входит в состав осоково-гипновых сообществ с доминированием *Carex lepidocarpa*, *C. hostiana*, *C. panicea*, *Equisetum fluviatile* и гипновых мхов родов *Mnium*, *Campylium*, *Drepanocladus*. На болотах, где она встречается, торф обычно простирается глубоко (2—3 м) и относится к низинному осоковому или осоково-гипновому. Отмечена почти во всех описаниях болот Изборской котловины (Псковская обл.).

Baeothryon cespitosum и *Carex livida* приурочены к сходным местообитаниям на болотах Приладожья. Что касается *Pinguicula vulgaris* — вида, более требовательного к условиям питания, то он входит в другую группу — видов-кальцефилов и его происхождение на Северо-Западе, очевидно, более древнее (распространен на глубоких старых болотах) и определяется концом валдайского оледенения. Охраняется лишь в Псковской обл. в Изборском заказнике.

2.4. *Saxifraga hirculus* L. Камнеломка болотная. Встречается по всему региону, но очень редко, так как занимает малораспространенные местообитания — осоково-гипново-сфагновые участки глубоких (3—4 м торфа) ключевых болот преимущественно с выходами вод, богатых серой. На ключевых болотах Ленинградской обл., богатых кальцием, не встречается. Мы отметили этот вид всего 4 раза (с покрытием менее 1 %) на осоково-гипново-сфагновых болотах: на севере Псковской обл. (Никандровское болото, выходы серных вод по р. Солянке), там же в Изборской котловине и на юго-востоке Новгородской обл. на приозерном и приречном болотах в районе Валдайского озера. И. Д. Богдановская-Гиенэф (1927) отмечает камнеломку болотную на ключевых болотах Кингисеппского р-на Ленинградской обл. Вид охраняется в Никандровском и Изборском заказниках.

3. Горные среднеевропейские виды

К этой группе относятся *Schoenus ferrugineus*, *Carex davalliana*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Swertia perennis* (Миняев, 1969а) и 3 орхидных: *Dactylorhiza traunsteineri*, *Hammarbya paludosa* и *Liparis loeselii*.

3.1. *Schoenus ferrugineus* L. Схенус ржавый. Редкий в СССР реликтовый вид, на Северо-Западе находится на юго-восточной границе более или менее сплошного ареала, не заходит восточнее Ордовикского плато. Встречается на низинных карбонатных болотах с глубоким (2—3 м) торфом и уровнем воды +1—5 см, либо как доминант, реже — как примесь в сообществах осок (*Carex lepidocarpa*, *C. hostiana*, *C. panicea*), хвоща, вахты, со сплошным покровом из *Drepanocladus intermedius*, либо тростника, *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*, мхов родов *Mnium*, *Campylium*, *Drepanocladus*. Покрытие схенуса ржавого может быть довольно большим: от 5 до 20 %. Сообщества с его участием довольно широко распространены на болотах Изборской котловины и северо-западнее ее, у дер. Умова гора (Псковская обл.), а также на нескольких болотах в Гатчинском р-не Ленинградской обл. Территориально охраняется в Изборском заказнике.

3.2. *Carex davalliana* Smith. Осока Дэвелла. Редкий среднеевропейский вид, находящийся в Ленинградской обл. на северо-восточной границе ареала. Внесен в «Красную книгу СССР» (1978). Характерен для низинных ключевых болот и заболоченных лугов. Сообщества с единичными экземплярами *C. davalliana* были описаны на окраине г. Гатчина Ленинградской обл. на сыром торфянистом осоково-злаковом лугу с *Salix starkeana*, *Carex panicea* и *Briza media*. Флора этого участка детально охарактеризована А. О. Хааре (1979).

3.3. *Swertia perennis* L. Сверция многолетняя. Редкий реликтовый вид, находящийся на Северо-Западе близ восточной границы ареала. Характерным местообитанием вида являются ключевые болота на карбонатных породах, поэтому его редкие местонахождения приурочены к осоково-гипновым низинным болотам Ордовикского плато в Ленинградской обл. (например, по р. Парица у дер. Корпиково). Отмечена небольшая его популяция (покрытие — 1 %) и на болоте у Городищенского озера в Изборской котловине (Псковская обл.). Здесь он входит в состав осоково(Carex lepidocarpa, C. panicea)-хвощево-вахтово-гипнового (Drepanocladus intermedius, Campylium stellatum) сообщества с *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*, находящегося на берегу болотного ручья (уровень воды +1—5 см) в центре болота. Глубина торфа — 3—4 м. Популяция сверции многолетней находится в хорошем состоянии, отмечено много цветущих видов. Охраняется в Изборском заказнике.

По Миняеву (1969а), *Swertia perennis* и *Carex davalliana* продвинулись на восток вдоль Балтийского моря во время аллерёда, а *Schoenus ferrugineus* — с начала деградации ледового покрова Валдайского оледенения. Занимаемые *S. perennis* и *S. ferrugineus* болота достаточно стары, и, судя по составу торфа, характер их растительности был достаточно стабилен за все время их существования (наиболее древние из них, очевидно, возникли в бореальное время).

3.4. *Carex hostiana* DC. Осока Госта. Редкий в СССР западно-европейский вид, на Северо-Западе — северо-восточная граница его ареала. Характерен для ключевых болот и заболоченных лугов на карбонатных почвах. Встречается в западной части Ленинградской (Елизаветино, Пудость, Луга) и Псковской областей (в Изборской котловине) на осоково-гипновых болотах с глубоким торфом (2—4 м), где часто играет роль доминанта (покрытие до 10 %) или содоминанта с *C. lepidocarpa*.

3.5. *Carex lepidocarpa* Tausch. Осока чешуеплодная. По ареалу и местообитаниям схож с предыдущим видом. Оба вида будучи экологически близкими часто согосподствуют в осоково-гипновых сообществах, охраняются в Изборском заказнике.

3.6. *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó. Пальчатокоренник Траунштейнера. Редкий вид, включен в «Красную книгу РСФСР». Встречается единично по всему региону на мезоэвтрофных болотах на осоково-сфагновых грядах и кочках (уровень воды — 5—10 см). Особенно часто отмечен на аапа-болотах юго-западного Приладожья вместе с *Rhynchospora fusca*, *Drosera intermedia* и другими видами этого комплекса. Основные местообитания вида — богатые, часто ключевые болота (в пойме р. Вердуга Лужского р-на Ленинградской обл., на оз. Омчино около г. Луги, на оз. Кувшинное Валдайского р-на Новгородской обл., в Изборской котловине). Охраняется в Сяберском заказнике (юго-запад Ленинградской обл.).

3.7. *Liparis loeselii* (L.) Rich. Лосняк Лезеля. Очень редкий в СССР вид эвтрофных болот. Встречается единично на ключевых карбонатных болотах по всему региону, входит в состав осоково-гипновых сообществ. Был отмечен на болотах Изборской котловины, Сяберского заказника, на сплавине оз. Омчино близ г. Луги, на сплавине оз. Влесно к югу от г. Остров Псковской обл., на болоте Бронье юга Псковской обл. Охраняется в Сяберском и Изборском заказниках.

3.8. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze. Гаммарбия болотная. Редкий в СССР вид осоково-гипновых и осоково-сфагновых мезо- и эвтрофных болот, встречается по всему региону. Мы отмечали его в юго-западном Приладожье на аапа-болоте Гонтовое в очеретниково-вахтово-сфагновой мочажине, в юго-восточном Приладожье, на осоково-сфагновом болоте у дер. Кирсино (Тосненский р-н Ленинградской обл.), в Сяберском заказнике на вахтово-гипновой сплавине оз. Горнешенского, близ г. Валдая на ключевом осоково-сфагновом болоте Гагарье II и еще на ряде низинных и переходных болот. В целом тяготеет к северо-западу региона.

4. Средиземноморско-среднеевропейские виды

В эту группу включены *Cladium mariscus*, *Carex paniculata*, *Aldrovanda vesiculosa*.

4.1. *Cladium mariscus* (L.) Pohl. Меч-трава обыкновенная. Очень редкий в СССР реликтовый вид, находящийся на Северо-Западе на северо-восточной границе ареала. Занесен в «Красную книгу СССР» (1978). Происходит от теплолюбивых гидрофильных видов тропических родов (Богдановская-Гиенэф, 1946). Меч-трава обыкновенная произрастает по берегам болотных озер, богатых кальцием и серой. Большая популяция вида описана на болоте Никандровское по берегам оз. Лунево (Псковская обл.), где он образует почти чистые заросли шириной 1—1.5 м в 0.5 м от берега, высота растений — до 1.5 м, они хорошо плодоносят. Под слоем воды — 0.5—1 м залежи сапропеля (0.5—1.5 м). По мнению В. Н. Сукачева (1908), исследовавшего это озеро, оно возникло на месте верхового болота, которое его окружает, путем прорыва ключевых вод из глубинных водоносных слоев в субатлантическое время. Доказательством этого являются залежи верхового торфа под слоем сапропеля. В настоящее время озеро зарастает и пионером зарастания является *C. mariscus*. Интересно отметить, что в западной Эстонии на о. Сааремаа наблюдается несколько иное местообитание этого вида, а именно — на низинном притеррасном осоково-гипновом болоте с глубиной торфа 1 м. Здесь довольно сухо (уровень воды до — 5 см) и меч-трава обыкновенная растет совместно с тростником, *Carex panicea* и *Myrica gale*. Другое известное нам местообитание меч-травы обыкновенной на Северо-Западе — сплавинное осоково-гипновое болото на оз. Омчино Ленинградской обл. Это, очевидно, самая северная точка его ареала.

4.2. *Carex paniculata* L. Осока метельчатая. Очень редкий вид, находящийся в регионе близ северной границы ареала. Кальцелюб. Встречается в составе сообществ низинных ключевых болот (покрытие до 15 %). В Изборской котловине было отмечено несколько экземпляров на болоте на берегу Мальского озера в сообществе вахты, хвоща, гипновых мхов с участием *Schoenus ferrugineus*, *Pinguicula vulgaris*, *Primula farinosa*, уровень воды — 3—5 мм. В Ленинградской обл. описан единично в составе черноольхового болота на берегу оз. Разлив близ Ленинграда, на берегу ручья Теплый близ г. Луги; в Новгородской обл. — на тростниково-сфагновом ключевом болоте по р. Валдайке к северу от г. Валдай.

4.3. *Aldrovanda vesiculosa* L. Альдрованда пузырчатая. Очень редкий реликтовый вид, находящийся на крайней северной границе ареала. На Северо-Западе его единственное местонахождение — в устье р. Свирь в тростниково-камышово-рогозовых (*Typha angustifolia*) зарослях в заливе Ладожского озера. Среди зарослей имеются открытые мелководья (уровень воды +3—5 см) с *Hydrocharis morsus-ranae*, *Polygonum amphibium*, подстилаемые 30 см торфа. Здесь в больших количествах растет альдрованда пузырчатая. Хорошо прогреваемые, защищенные от ветра и почти свободные от других растений, эти местообитания со стоячей водой, мало посещаемые человеком, видимо, являются наиболее оптимальными для этого вида на Северо-Западе. Местообитания относятся к охотничьему заказнику.

Рассмотренные 20 редких видов болот Северо-Запада или являются очень редкими на территории СССР вообще (*Cladium mariscus*, *Rhynchospora fusca*, *Swertia perennis*, *Carex hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Liparis loeselii*), или находятся здесь на восточной, южной или северной границах ареала и поэтому встречаются редко будучи приуроченными к специфическим местообитаниям, в основном богатым, которые нечасты на Северо-Западе (низинные карбонатные болота, приладожские молодые аапа-болота). Большинство этих видов встречается в регионе только на болотах, но некоторые могут быть также приурочены к сырым пескам (*Lycopodiella inundata*, *Drosera intermedia*), заболоченным лугам (*Carex davalliana*, *Swertia perennis*, *Pinguicula vulgaris*), озерам (*Cladium mariscus*) («Определитель. . .», 1981).

На болотах Северо-Запада перечисленные виды образуют 2 группы комплексов — Приладожский атлантический и Изборский кальцефильный среднеевропейский. К первому относятся *Lycopodiella inundata*, *Rhynchospora fusca*, *Juncus stygius*, *Drosera intermedia*, *Baeothryon cespitosum*, *Carex livida*, произрастающие часто в одних или соседних сообществах. Ко второму принадлежат виды-кальцефилы: *Pinguicula vulgaris*, *Swertia perennis*, *Schoenus ferrugineus*, *Carex paniculata*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*. Очевидно, здесь мог быть отмечен и *Carex davalliana*, но ввиду его очень редкой встречаемости данного вида в составе этих сообществ нет.

Особо нужно отметить южные виды: *Cladium mariscus* и *Aldrovanda vesiculosa*. Первый вид по экологии мог бы принадлежать ко 2-й группе, но тем не менее в составе сообществ этой группы отсутствует. Для второго вида местообитания и 1-й, и 2-й групп не подходят, к тому же это растение явно было занесено по Мариинской водной системе, и, возможно, еще не успело распространиться на Северо-Западе.

Ценотическая роль большинства редких видов незначительна. Доминантами или эдификаторами являются среди них менее половины видов: *Rhynchospora fusca*, *Myrica gale*, *Baeothryon cespitosum*, *Schoenus ferrugeneus*, *Carex livida*, *C. hostiana* и *C. lepidocarpa*. Сложенные этими видами редкие сообщества представляют интерес для классификации растительности, так как они являются восточными, южными или северными вариантами соответствующих сообществ Западной Европы. Такое сравнение еще предстоит провести. Что же касается малообильных видов, то объединение их в 2 комплекса: Приладожский и Изборский — позволит использовать эти виды как диагностические при флористической классификации растительности болот.

К сожалению, охрана редких видов и их сообществ на болотах Северо-Запада обеспечена очень плохо. Начиная с середины 70-х годов в регионе создан ряд болот-заказников (Боч, Мазинг, 1979, Боч, 1980); но в них, кроме Никандровского в Псковской обл., редких видов нет, так как это в основном болота — эталоны типов, научные станции, водоохранные и др. Однако ряд редких видов имеется в Нижнесвирском государственном заповеднике, созданном в 1980 г. на месте одноименного заказника в Ленинградской обл. на юго-восточном побережье Ладожского озера (Боч, 1981; Боч, Василевич, 1983). Здесь охраняются *Lycopodiella inundata* и *Baeothryon cespitosum*, последний охраняется также и в заказнике Ленинградской обл. «Вепский лес». В Изборской котловине, столь богатой редкими видами, в 1980 г. также создан Староизборский природно-архитектурный заказник. Здесь охраняются из редких видов болот *Pinguicula vulgaris*, *Swertia perennis*, *Schoenus ferrugineus*, *Carex paniculata*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Saxifraga hirculus*, *Liparis loeselii*. Никандровский заказник Псковской обл. известен зарослями *Cladium mariscus*, здесь же имеется *Saxifraga hirculus*. В Сяберском заказнике на юго-западе Ленинградской обл. охраняются *Dactylorhiza traunsteineri*, *Liparis loeselii*, *Hammarbya paludosa*, а в заказнике Бронье Псковской обл. — *Liparis loeselii*.

Как видно из этих перечислений, большая часть видов, особенно атлантических, в том числе и виды, перечисленные в «Красной книге СССР», не охвачена охраняемыми территориями, что совершенно не допустимо и может привести к гибели этих ценных и малочисленных популяций, поэтому в качестве заказников мы (Боч, Мазинг, 1979) предложили несколько болот юго-западного Приладожья, где растут атлантические виды: *Rhynchospora fusca*, *Juncus stygius*, *Drosera intermedia*, *Lycopodiella inundata*, гипоарктические: *Baeothryon cespitosum*, *Carex livida*, среднеевропейские: *Dactylorhiza traunsteineri*, *Hammarbya paludosa*.

Это болота у 12-го поселка (два), Лазаревское, Гонтовое, Коккорево, Всеволожского р-на Ленинградской обл. Для охраны *Myrica gale* предложен заказник у пос. Большие Ижоры (междюнные болота по берегу Финского залива), для *Schoenus ferrugineus* — заказник Глядино на северо-западе Ленинградской обл. Единственное в регионе местообитание *Carex davalliana*, находящееся в пределах г. Гатчина, где произрастает много других редких видов, в том числе *C. umbrosa* — вид, отмеченный в «Красной книге СССР» (1978) и Хааре (1979), предлагается сделать памятником природы. В Ленинградской обл. как памятники природы или заказники предложены болотца с *Swertia perennis* и *Ligularia sibirica* по р. Парице у дер. Корпиково Гатчинского р-на; истоки р. Ижоры в районе ст. Пудость (Изборский кальцефильный флористический комплекс болот почти в полном составе); побережья оз. Омично и ручья Теплый в Лужском р-не (*Cladium mariscus*, *Carex hostiana*, *C. paniculata*, орхидные); окрестности пос. Моторное-Заостровье в Приозерском р-не, где на оз. Щукино растут *Rhynchospora fusca* и *Drosera intermedia*; истоки р. Оредеж, где на карбонатных почвах отмечены *Carex hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Pinguicula vulgaris* и много других редких, неболотных видов (см. рисунок).

Все эти территории включены в список перспективной сети охраняемых природных территорий, являющийся частью «Комплексной схемы охраны природы Ленинградской области на перспективу до 2005 г.», принятой в 1984 г. В Псковской обл. почти все известные местообитания редких видов болот охраняются в заказниках. В Новгородской обл. часть редких видов болот находится в Валдайском заказнике. Во всех трех областях Северо-Запада почти все виды, о которых шла речь, включены в списки охраняемых (хотя и без надлежащей обеспеченности охраны их местообитаний!), но в Псковской обл. в списке охраняемых отсутствуют виды родов *Lycopodiella*, *Pinguicula*, *Hammarbya*, *Juncus stygius*, *Carex hostiana* и *C. paniculata* («Растения Псковской области. . .», 1977).

Основной угрозой существованию редких видов болот является мелиорация. Так, у дер. Парица Гатчинского р-на Ленинградской обл. высыхает низинное болото с *Pinguicula vulgaris*, прорезанное глубокими канавами; находится под угрозой существования популяция *Cladium mariscus* на Никандровском болоте Псковской обл. Здесь мелиорация в олиготрофной части болота вызвала прекращение деятельности ключей, питающих оз. Лунево, где растет меч-трава обыкновенная. Возможно, что без регулярного поступления сернисто-карбонатных вод популяция погибнет. Скорейшее взятие под охрану необходимо редким растениям низинных ключевых болот, так как эти болота являются первоочередными объектами сельскохозяйственной мелиорации (если они не очень малы по площади), а охраняются они на Северо-Западе только в Староизборском заказнике, где они ко времени организации заказника были уже значительно изменены многовековым использованием (добыча торфа, пожары, выпас скота).

Следует продолжать интенсивные поиски местообитаний редких болотных растений, так как обширные планы мелиорации могут коснуться пока не выявленных болот, где они распространены. Прежде всего обнаруженные местообитания редких видов следует нанести на карту торфяного фонда соответствующего региона и передать ее в торфоразведочные организации и в местные органы охраны природы, для того чтобы информировать последние о редких находках, нуждающихся в охране. Иначе призывы охранять растения, местообитания которых точно не указаны, не будут результативными.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губернии. — Журн. Русск. бот. общ., 1927, т. 11, № 3—4, с. 323—345. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* О происхождении флоры бореальных болот Евразии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 425—468. — *Боч М. С.* Болота — заказники Северо-Запада РСФСР. — В кн.: Человек и стихия. 81. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 17—18. — *Боч М. С.* Болотная растительность Псковской области и ее репрезентативность в системе областных заказников. — В кн.: Рациональное природопользование Псковской и смежных областей. Псков: Изд-во Псков. пед. ин-та, 1983, с. 15—17. — *Боч М. С.*, *Василевич В. И.* Растительность Нижне-Свирского заповедника. — Изв. ВГО, 1983, т. 115, № 4, с. 322—328. — *Боч М. С.*, *Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 189 с. — *Конспект* флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 175 с. —

Красная книга СССР. М.: Лесная пром-сть, 1978. 459 с. — *Миняев Н. А.* Краткая история изучения и основные черты флоры Ленинградской области. — В кн.: Флора Лен. обл. Т. 4. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965, с. 310—324. — *Миняев Н. А.* История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1966. 38 с. — *Миняев Н. А.* Горные среднеевропейские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969а, с. 5—33. — *Миняев Н. А.* Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969б, с. 34—46. — *Миняев Н. А., Ниценко А. А.* Состояние и организация охраны растительных объектов Северо-Запада европейской части СССР. — В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971, с. 206—212. — *Определитель* высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 376 с. — *Растения* Псковской области, подлежащие охране / Под ред. Н. К. Вецель. Псков: Знание, 1977. 20 с. — *Сукачев В. Н.* О новой водоросли из *Cyanophyceae*. — Изв. СПб. академии наук, отд. естество-исп., 1908, № 8, с. 124—137. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1, 404 с.; 1976, т. 2, 235 с.; 1978, т. 3, 257 с.; 1979, т. 4, 358 с.; 1981, т. 5, 379 с. — *Хааре А. О.* Новое местонахождение реликтовых видов в Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 15, с. 240—247. — *Hultén E.* The amphi-atlantic plants and phytogeographical connections. — Kgl. Svensk Vet. Akad. Handl., ser. 4, 1958, vol. 7, N 1. — *Meusel H.*, Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. 258 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 581.9 (479.22)

М. Т. Давлианидзе

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, BORAGINACEAE, BRASSICACEAE, LILIACEAE, FABACEAE, PAEONIACEAE, POACEAE, PRIMULACEAE, RANUNCULACEAE, ROSACEAE* ФЛОРЫ ГРУЗИНСКОЙ ССР

M. T. DAVLIANIDZE. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FLORA FROM GEORGIA

Apiaceae

Carum caucasicum (Bieb.) Boiss., **2n=22**. Южная Осетия, Кельское нагорье альпийский пояс, Давлианидзе, Патарая, 1981 г., № 1613.[1]

Asteraceae

Anthemis saguramica Sosn., **2n=18**. Картли, окр. г. Мцхета, Гургенидзе, 1979 г., № 1749.

A. sosnovskyana An. Fed., **2n=18**. Хеви, окр. Казбеги, Гургенидзе, 1979 г., № 1750.

Doronicum oblongifolium DC., **2n=40**. Пирикети Хевсурети, истоки р. Аргуни, гора Чоки, урочище Цубровани, 2500 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1689.

Lapsana grandiflora Bieb., **2n=14**. Хевсурети, бассейн р. Аргуни, окр. сел. Шатили, Давлианидзе, 1982 г., № 1684.

Leontodon hispidus L., **2n=14(+1)**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани на каменистых склонах, 2600 м над ур. м., Давлианидзе, Патарая, 1981 г., № 1583.

Psephellus dagestanicus Sosn., **2n=30**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, у моста Анатори, Давлианидзе, 1982 г., № 1533.

Pyrethrum demetrii Manden., **2n=24**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани, альпийский луг, Давлианидзе, Патарая, 1981 г., № 1590.

P. leptophyllum Stev., **2n=18**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, на щебнистом склоне, Давлианидзе, 1982 г., № 1718.

Solidago caucasica Kem.-Nath., **2n=18**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани, гора Цаагат, в зарослях рододендрона, 2700 м над ур. м., Давлианидзе, Патарая, 1981 г., № 1569.

Taraxacum porphyranthum Boiss., **2n=24**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани, альпийский луг, 2400 м над ур. м., Давлианидзе, 1979 г., № 1351.

Tripleurospermum subnivale Pobed., **2n=24**. Пирикети Хевсурети, бассейн р. Аргуни, ущелье Гиорги-Цминда, субнивальный пояс, 2850 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1748.

Boraginaceae

Brunnera macrophylla (Adam) Johnst., **2n=12**. Кахети, Ахметский р-н, у крепости Кветари, широколиственный лес, Давлианидзе, 1981 г., № 1504.

---

[1] Все исследованные гербарные образцы хранятся в TBI.

Brassicaceae

Sobolewskia caucasica (Rupr.) N. Busch, **2n=16**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, Давлианидзе, 1982 г., № 1641.

Fabaceae

Astragalus brachytropis (Stev.) C. A. Mey., **2n=24**. Южная Осетия, у истоков Ходзис-цкали, 2500 м над ур. м., Патарая, 1980 г., № 1618.

Liliaceae

Polygonatum glaberrimum C. Koch, **2n=20**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, опушка леса, Давлианидзе, 1982 г., № 1650.

Paeoniaceae

Paeonia macrophylla (Albov) Lomak., **2n=20**. Абхазия, известняковый горный массив Мамзишха, лес, 1800 м над ур. м., Давлианидзе, 1980 г., № 1434; Лечхуми, известняковый горный массив Хвами, лес, 1700 м над ур. м., Давлианидзе, 1980 г., № 1460.

Poaceae

Anthoxantum alpinum A. et D. Löve, **2n=10**. Пирикети Хевсурети, перевал Датвиджвари, урочище Цубровани, 2800 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1671.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv., **2n=20**. Южная Осетия, Верхнеэрманское ущелье, у источника, Патарая, 1981 г., № 1615.

C. aquatica f. *atrata* Charadze, **2n=10**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани, северо-западный склон горы Цаагат, у ручья, 2300 м над ур. м., Давлианидзе, 1981 г., № 1561.

Colpodium versicolor (Stev.) Schmalh., **2n=4**. Южная Осетия, около оз. Келистба, 3100 м над ур. м., Давлианидзе, 1969 г., № 1369; там же, Давлианидзе, Патарая, 1981 г., № 1612; Пирикети Хевсурети, урочище Цубровани, 2800 м над ур. м., субнивальный пояс, Давлианидзе, 1982 г., № 1661; **2n=4+1**. Пирикети Хевсурети, бассейн р. Аргуни, ущелье Гиорг-цминда, урочище Саджихвиас-хорхи, 2600 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1744.

Deschampsia cespitosa (L.) Beauv., **2n=18**. Пирикети Хевсурети, истоки р. Аргуни, урочище Цубровани, влажный склон, 2400 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1660.

Melica taurica C. Koch, **2n=14**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, Давлианидзе, 1982 г., № 1668.

Zingeria trichopoda (Boiss.) P. Smirn., **2n=8**. Окр. Цхрацкаро, Мосулишвили, 1982 г., № 1785.

Primulaceae

Androsace barbulata Ovcz., **2n=20**. Южная Осетия, ущелье р. Эрмани, окрестности стационара, альпийский луг, 2000 м над ур. м., Давлианидзе, 1979 г., № 1300.

Cyclamen coum Mill., **2n=22**. Абхазия, смешанный лес, по дороге от Гагры к Мамзишха, Давлианидзе, 1980 г., № 1449.

Primula farinifolia Rupr., **2n=18**. Пирикети Хевсурети, ущелье р. Аргуни, окр. Шатили, на скале, Давлианидзе, 1982 г., № 1969.

P. luteola Rupr., **2n=44**. Кахети, ущелье р. Стори, местность Торгвас-хиди, Давлианидзе, 1981 г., № 1516. Пирикети Хевсурети, бассейн р. Аргуни, по дороге к с. Муцо, у источника, 1400 м над ур. м., Давлианидзе, 1981 г., № 1537, 1538.

Ranunculaceae

Aconitum pubiceps (Rupr.) Trautv., **2n=16**. Пирикети Хевсурети, верховье р. Аргуни, урочище Цубровани, на заболоченной почве, 2300 м над ур. м., Давлианидзе, 1982 г., № 1711.

Caltha polypetala Hochst., **2n=28**. Южная Осетия, Среднеэрманское ущелье, северо-западный склон горы Цаагат, у ручья, 2300 м над ур. м., Давлианидзе, 1981 г., № 1560.

Thalictrum foetidum L., **2n=14**. Абхазия, горный известняковый массив Мамзишха, 1800 м над ур. м., Давлианидзе, 1980 г., № 1419.

Rosaceae

Geum latilobum Somm. et Levier, **2n=28**. Лечхуми, урочище Цекури, в хвойном лесу, 1600 м над ур. м., Давлианидзе, 1980 г., № 1467.

Potentilla divina Albov, **2n=10**. Лечхуми, горный известняковый массив Хвамли, альпийский луг, 2200 м над ур. м., Давлианидзе, 1980 г., № 1462.

P. erecta (L.) Raeusch., **2n=18**. Южная Осетия, Среднеэрманское ущелье, у озера, 2400 м над ур. м., Давлианидзе, 1979 г., № 1339.

P. reptans L., **2n=20**. Лечхуми, по заболоченному берегу Наргвевис-тба, Давлианидзе, 1980 г., № 1487.

Институт ботаники им. Н. Н. Кецховели АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 17 V 1984.

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 635.965.285.3

Бот. журн., т. 70, № 5

Л. И. Вахтина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) ФЛОРЫ СССР

L. I. VAKHTINA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Allium verticillatum (Regel) Regel, **2n=16**. ТаджССР, ущелье р. Кондары, при подъеме к урочищу Квак, Вахтина, 1980 г., кол. № 705, БИН АН СССР.

A. komarowii Lipsky, **2n=16**. ТаджССР, урочище Квак, в начале леса при подъеме, Вахтина, 1980 г., кол. № 694, БИН АН СССР.

A. flavellum Vved., **2n=16**. ТаджССР, ущелье р. Кондары, при подъеме к урочищу Квак, Вахтина, 1980 г., кол. № 700, БИН АН СССР.

A. alexeianum Regel, **2n=16**. ТаджССР, 21 км от Душанбе, левый берег р. Варзоб, ущелье ручья, на щебнистом склоне, Вахтина, 1980 г., кол. № 728, БИН АН СССР:

A. hissaricum Vved., **2n=16**. ТаджССР, ущелье р. Варзоб, Вахтина, 1980 г., кол. № 730, БИН АН СССР.

A. giganteum Regel, **2n=16**. ТаджССР, восточный склон хр. Ходжа-Косьян, подножие горы Кой-Пиоз-Тау, Вахтина, 1980 г., кол. № 726, БИН АН СССР.

A. oschaninii O. Fedtsch., **2n=16**. ТаджССР, вдоль дороги Файзабад-Комсомолабад за пос. Оби-Гарм, сухие склоны гор, Вахтина, 1980 г., кол. № 682, БИН АН СССР.

A. darwasicum Regel, **2n=16**. ТаджССР, окр. Файзабада, гора Сурхо выше пос. Кулябиена, 2800 м над ур. м., Вахтина, 1980 г., кол. № 680, БИН АН СССР.

A. turcomanicum Regel, **2n=16**. ТаджССР, юго-восточный склон горы Бабатаг у пос. Бульбулчишмак за Гиссарской крепостью, Вахтина, 1980 г., кол. № 677, БИН АН СССР.

A. brevidens Vved., **2n=16**. ТаджССР, юго-восточный склон горы Бабатаг у пос. Бульбулчишмак за Гиссарской крепостью, Вахтина, 1980 г., кол. № 681, БИН АН СССР.

A. barsczewskii Lipsky, **2n=16**. ТаджССР, перевал Чормазак, по склонам гор вдоль дороги в сторону Нурека, Вахтина, 1980 г., кол. № 690, БИН АН СССР; ТаджССР, 20 км по шоссе от Душанбе в сторону Рамита, правый берег р. Кафирниган, у дороги среди камней, Вахтина, 1980 г., БИН АН СССР. **2n=32.**

ТаджССР, окр. Файзабада, слева от дороги на Комсомолабад, на открытой поляне, Вахтина, 1980 г., кол. № 679, БИН АН СССР.

A. ophiophyllum Vved., **2n=16.** ТаджССР, хр. Арук-Тау прикафирниганский, южный склон ущелья Кальта-сай, пестроцветы, Качкарева, 1979 г., кол. № 711, БИН АН СССР.

A. caspium (Pall.) Bieb., **2n=16.** Туркмения, пески Сундукли, гора Донгуз-Сырт, Бочанцев, 1978 г., кол. № 587, БИН АН СССР.

A. baissunense Lipsky, **2n=17** (16+1). Чарджоуская обл., окр. Кешры-Окуз-булаха, Бочанцев, 1978 г., кол. № 744, БИН АН СССР.

A. scabriscapum Boiss. et Kotschy, **2n=16.** Туркмения, окр. Кара-Калы, ущелье Шерхин-Дере, Вахтина, 1982 г., кол. № 860, БИН АН СССР.

A. kopetdagense Vved., **2n=16.** Туркмения, хр. Кюрендаг, Вахтина, 1982 г., кол. № 872, БИН АН СССР.

A. ruprechtii Boiss., **2n=16.** Карачаево-Черкесская АО, окр. Домбая, гора Мусса-Агитара, 2000 м над ур. м., Кудряшова, 1979 г., кол. № 650, БИН АН СССР.

A. cardiostemon Fisch. et Mey., **2n=16.** АрмССР, Араратский р-н, близ с. Ланджар, сухие склоны, Кудряшова, 1980 г., кол. № 753, БИН АН СССР.

A. erubescens C. Koch, **2n=16,** 32. АзССР, Талыш, 2 км выше пос. Оранд, Иванина, 1979 г., кол. № 632, БИН АН СССР.

A. stamineum Boiss., **2n=16.** АрмССР, г. Севан, склон над городом, Кудряшова, 1980 г., кол. № 747, БИН АН СССР.

A. rubellum Bieb., **2n=16.** Кавказ, Нахичевань, Солерудник, Агапова, 1979 г., кол. № 610, БИН АН СССР; АрмССР, Мегри, Килит-Кетам, Сагателян, 1979 г., кол. № 664, БИН АН СССР.

A. leucanthum C. Koch, **2n=32.** Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, дорога на с. Парага, правый берег р. Гелянчаи, щебнистые склоны, Захарьева, 1974 г., кол. № 361, БИН АН СССР.

A. oleraceum L., **2n=24.** Воронежская обл., Хоперский государственный заповедник, степная поляна по склону правого берега р. Хопер, близ кордона Васильевский, Цвелев, 1980 г., № 829, LE.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 II 1984.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

АННА ЛУКЬЯНОВНА ХАРАДЗЕ (1905—1977)
(к 80-летию со дня рождения)

A. G. DOLUKHANOV, A. A. KOLAKOVSKY. ANNA LUKYANOVNA CHARADZE (1905—1977) (TOWARDS THE 80-TH BIRTHDAY)

Анна Лукьяновна Харадзе являлась выдающимся систематиком и ботанико-географом нашей страны. С именем А. Л. связан значительный этап в изучении флоры и растительности Кавказа.

Еще в Тбилисском государственном университете, естественный факультет которого она закончила в 1927 г., ею были приобретены фундаментальные знания не только в области ботаники, но и других естественно-исторических дисциплин, в частности исторической геологии, что в значительной мере определило характерные черты ее мышления — на протяжении своей многогранной деятельности она рассматривала все явления в эволюционном аспекте.

Будучи научным сотрудником Государственного музея Грузии, А. Л. с 1927 г. участвует во всех флористических и комплексных экспедициях Музея и Грузинского географического общества в Сванетию, Пшав-Хевсуретию, Мтиулетию (Казбегский р-н). В эти же годы, состоя членом клуба грузинских альпинистов, А. Л. принимала активное участие в альпинистских походах, а в 1933 г. совершила восхождение на вершину Тетнульд.

Ботанические экспедиции и альпинистские походы зародили в А. Л. глубокий, с каждым годом возрастающий интерес к альпийскому, в особенности субнивальному, растительному поясу, изучение которого стало одним из основных направлений ее дальнейшей научной деятельности. В эти годы у А. Л. проявился интерес к самобытному растительному миру высокогорий, который она изучала в Ботаническом институте Закавказского филиала АН СССР (г. Тбилиси), куда она поступила в 1933 г. на должность младшего научного сотрудника отдела систематики и географии растений. Здесь А. Л. работала совместно с крупнейшими ботаниками страны — Н. А. Бушем, организатором и первым директором института, и Д. И. Сосновским, заведующим отделом систематики и географии высших растений.

Первые годы работы в институте, помимо выполнения обязательной научной тематики, А. Л. посвящает обстоятельному изучению сложной и многоликой флоры Кавказа, что позволило ей в дальнейшем решить ряд теоретически важных вопросов в области систематики и географии растений и истории флоры.

В этот начальный период своей деятельности А. Л. выполняет ряд самостоятельных исследований трудных в систематическом отношении групп, как, например, цикла *Minuartia imbricata* (Bieb.) Woronow, который и явился предметом ее кандидатской диссертации, защищенной в 1938 г.

В 1952 г., после смерти Сосновского, А. Л. назначается заведущим отделом систематики и географии высших растений Тбилисского ботанического института; эту обязанность она выполняла в течение 25 лет до конца своей жизни.

Большой заслугой А. Л. являлось деятельное авторское участие в 1-м издании 8-томной «Флоры Грузии» (на грузинском языке), для которой она критически обработала сложные группы растений, оригинально трактовала ряд таксонов. В то же время она выполняла огромную работу по редактированию пяти последних томов «Флоры» в качестве соредактора. Издание «Флоры Грузии», начатое по инициативе и программе Н. А. Буша, осуществлялось под руководством и редакцией Сосновского с 1941 по 1952 г. (первые 3 тома при соредакторстве А. К. Макашвили). Эта «Флора» явилась первой полной сводкой по растениям республики. Расширенное и детализированное 2-е издание четырех томов той же «Флоры» опубликовано под руководством, редакцией и с авторским участием А. Л.

Именно в эти годы самостоятельной работы и произошло становление А. Л. как крупного ученого. Продолжая все научные начинания своего талантливого предшественника — Сосновского, А. Л. обращала особое внимание на усовершенствование методики, искала новые пути исследования в рамках классического морфолого-географического направления, в частности изучение морфологии пыльцы, спор, эпидермы, применение морфогенетического и кариогеографического анализов. Все это обеспечило выполнение ряда монографических работ по отдельным таксономическим группам, а также внутрипопуляционных исследований, причем многие вопросы, касающиеся биологии, экологии и изменчивости, изучались на живых растениях в природе и в отделе кавказской живой флоры института. Придавая существенное значение становлению флоры в связи с ценотической средой, А. Л. содействовала комплексному изучению флоры и растительности ряда формаций: трагакантников, высокотравья, некоторых субнивальных формаций и др.

А. Л. и сотрудники отдела издали ряд монографических работ по трудным в систематическом и таксономическом отношениях родам кавказской флоры. В частности, следует отметить обработку ею такого сложного рода, как *Cirsium* Mill. для «Флоры СССР». А. Л. провела систематическую ревизию кавказских представителей отдельных секций и родов в целом (*Minuartia*, *Cerastium*, *Astragalus*, *Scutellaria*, *Campanula*).

Авторитет А. Л. как систематика послужил основанием для привлечения ее к авторству и в других «Флорах», в частности «Флоры Туркмении», «Флоры Азербайджана», «Флоры Крыма» и «Флоры европейской части СССР».

В тот период деятельности А. Л. обеспечила не только существование, но и прогрессивное развитие такого важного периодического органа, основанного еще в 1938 г., как «Заметки по систематике и географии растений», созданного по инициативе известного ботаника М. Ф. Сахокия. 17 выпусков этого издания вышли под редакцией А. Л. Под непосредственным руководством А. Л. и обычно при ее личном участии в институте проводили флористические и географические экспедиции в различные районы Кавказа. Наряду с этим А. Л. возглавила ряд работ по заданиям Министерства сельского хозяйства Грузии, в частности она провела инвентаризацию естественных кормовых угодий в центральной части Большого Кавказа. В результате были даны подробные описания растительности, составлены рекомендации по рациональному использованию пастбищ и геоботанические карты исследуемой территории, которые и по настоящее время в типологическом отношении являются наиболее детальными для этой части Большого Кавказа.

Под непосредственным руководством А. Л. осуществлены также крупные региональные исследования полезных растений Грузии.

Многочисленные, преимущественно флористические экспедиции были проведены под руководством А. Л., главным образом в малоизученные районы Кавказа, а также она участвовала в экспедициях, организованных Всесоюзным ботаническим обществом и в специализированных туристических зарубежных путешествиях.

В результате объем научной документации отдела систематики за этот период сильно возрос — значительно пополнились гербарные коллекции.

Список работ А. Л. насчитывает около 100 названий, среди которых немало имеющих большое теоретическое значение.

Весьма солидны исследования А. Л. в области систематики и таксономии представителей кавказской флоры. Среди новых для науки таксонов она описала один род, 66 видов и 25 внутривидовых таксонов.

В последние 10 лет своей жизни А. Л. публикует ряд чрезвычайно важных в теоретическом отношении работ, преимущественно по генезису высокогорной флоры Кавказа, в которых ясно различаются следующие, выдвинутые ею положения:

1. Длительность существования Кавказа как высокогорной страны (несмотря на наличие некоторых противоположных точек зрения отдельных геологов) и наличие макроперешейка Наливкина, подтверждающего существование горной системы, протягивающейся от Центральной Азии до Европы через Переднюю Азию. Эта точка зрения трудно опровержима не только с геологических, но главным образом с биологических позиций. Много подтверждений этой концепции мы находим и в палеофлорах.

2. В связи с длительным существованием горного Кавказа петрофиты, многие из которых являются палеоэндемиками Кавказа, начинают свою эволюцию с олигоцена.

3. В процессе становления эндемиков Кавказа можно выделить две стадии: миоцен-плиоценовая и плиоцен-плейстоценовая. Первая стадия дала умеренно криофильные формы жизни, а последующая — евкриофильные. Крайним выражением криофилизации является субнивальный комплекс. Более древний флорокомплекс лучше сохранился на передовых среднегорных хребтах, другой связан с областью плейстоценового оледенения.

4. На основании выявленного большого процента эндемиков в субнивальном флорогенетическом комплексе Кавказа можно установить сравнительную древность всего комплекса в целом.

А. Л. впервые разработала классификацию эндемиков высокогорной флоры Кавказа с учетом кариологических данных по отдельным таксонам и оригинальную схему ботанико-географического районирования высокогорий Большого Кавказа.

Область Большого Кавказа, вопреки взглядам ряда авторов, А. Л., разделяя точку зрения А. А. Гроссгейма и Д. И. Сосновского, рассматривала как единую ботанико-географическую провинцию — Кавказскую, не включая в нее наклонную равнину Предкавказья с возвышенностями и предгорными хребтами, а также межгорные котловины Закавказья. Своеобразие схемы А. Л. заключается, во-первых, во включении в эту провинцию среднегорной и высокогорной зон Западного Закавказья; во-вторых, по-новому дано расчленение северного склона Большого Кавказа: выделена подпровинция высокогорий известняковых и песчаниково-сланцевых среднегорных возвышенностей Восточного и Центрального Кавказа; Горный Дагестан распределен между двумя подпровинциями: южная высокогорная часть отнесена к подпровинции высокогорной осевой части Большого Кавказа, а Нагорный Дагестан — к устанавливаемой ею же подпровинции передовых хребтов и депрессий Северного Кавказа.

Надо отметить, что ряд положений А. Л., касающихся, в частности, древности Большого Кавказа и его эндемичной флоры, уже сейчас прошли проверку временем. Например, были выделены эндемичные таксоны в родовом ранге, формирование которых несомненно не могло иметь места в молодых горных системах.

Древность эндемизма кавказской флоры А. Л. иллюстрирует, например, историей становления эндемиков рода *Campanula*, первичным очагом дифференциации которого она признает территорию Восточного Средиземноморья с охватом значительной части Малой Азии и Кавказа. При этом она предлагает оригинальную схему классификации кавказских эндемичных видов этого рода по флорогенетическим группам, различающимся по времени дифференциации, а именно: I — палеоэндемики консервативные и прогрессивные; эндемики-викарианты, II — миоцен-плиоценовой дифференциации, III — плиоцен-нижнеплейстоценовой дифференциации и IV — верхнеплейстоценово-голоценовой внутривидовой дифференциации. Начало формирования горно-ксерофильной растительности Большого Кавказа А. Л. относит к доплейстоценовому периоду.

Идя навстречу запросам развивающихся в республике научных учреждений различного биологического профиля, а также школ и высших учебных заведений, под руководством, редакцией и при авторском участии А. Л. в 1964—1969 гг. было осуществлено издание двухтомного «Определителя растений Грузии» (на грузинском языке).

А. Л. активно участвовала в мероприятиях по охране природы, в частности в создании «Красной книги Грузии» (вышла из печати в 1982 г.). А. Л. являлась одним из инициаторов организации высокогорной секции Всесоюзного ботанического общества, была активным участником почти всех совещаний этой секции, сопровождающихся научными экскурсиями в горы Кавказа, Карпат, Тянь-Шаня, Памиро-Алая. Она часто выступала как член оргкомитета, как докладчик, выполняла обязанности соредактора выпускаемых трудов этих совещаний.

Ряд лет А. Л. состояла членом Совета Всесоюзного ботанического общества и проблемного Совета при АН СССР, была членом-учредителем Грузинского ботанического общества, членом его президиума, редколлегии «Вестника» этого общества и руководителем секции флоры.

Характерной чертой научно-исследовательской работы А. Л. являлась страстная увлеченность вопросами, над которыми она трудилась, целеустремленность исследований. В частности, она отличалась исключительной привязанностью к тем проблемам, которыми однажды уже занималась. Переход к новым объектам и к новым этапам не сопровождался, как это часто бывает, охлаждением интересов к предыдущим, поэтому круг вопросов, затрагиваемых ее научной деятельностью на протяжении 50 лет, не сменялся, а непрерывно рос и углублялся, что видно из списка ее научных работ («Заметки по систематике и географии растений» (Тбилиси), 1980, № 36, с. 13—20). В научных дискуссиях, в поисках истины А. Л. была бескомпромиссна и далека от каких-либо конъюктурных веяний. При этом она не только не избегала спорных вопросов, но с особым задором включалась в обсуждение наиболее сложных, дискуссионных проблем. Этому способствовал ее широкий кругозор, и в частности солидные познания в таких областях, как историческая геология, геоморфология, литология, климатология и др. Ее самоотверженная преданность науке, любовь к своей работе сказались и в одном, типичном для ее характера эпизоде. Будучи уже тяжело больной и находясь на длительном стационарном лечении в Москве, А. Л. добилась у врачей разрешения на выезд в Ленинград для того, чтобы сделать доклад на XII Международном ботаническом конгрессе и встретиться с коллегами по работе.

Отдавая себя полностью делу науки, А. Л. в то же время с большим увлечением вела педагогическую работу в Тбилисском государственном университете, где читала лекции по общей ботанике и фитогеографии, а также специальный курс филогении высших растений. Воспитанию научных кадров А. Л. отдавала много сил и времени не только в стенах университета, но и в отделе, где под ее руководством выполнены и защищены несколько докторских и кандидатских диссертаций.

А. Л. была разносторонне образованным человеком. Любила и знала классическую музыку, серьезно интересовалась художественной литературой, живописью и другими видами искусства.

В лице А. Л. ушел из жизни добросердечный человек, принципиальный как в самой науке, так и общественной жизни. Она была весьма способным организатором научных исследований, являясь образцом ученого и воспитателя, пользовалась большим заслуженным авторитетом.

За свои заслуги перед наукой А. Л. была награждена орденом «Трудового Красного Знамени» и медалями «За трудовую доблесть в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», малой серебряной медалью участника Всесоюзной сельскохозяйственной выставки, а также Почетной грамотой Президиума Верховного Совета ГССР.

Анна Лукьяновна Харадзе скончалась 20 VI 1977 г. Светлая память об этом замечательном человеке навсегда сохранится в памяти тех, кто соприкасался с ней в работе, учебе и жизни. Ее имя останется в истории отечественной ботаники.

А. Г. Долуханов, А. А. Колаковский.

Тбилисский институт ботаники,
Сухумский ботанический сад.

Получено 11 XII 1984.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 537.533.35 : 581.8

Ультраструктурная анатомия высших растений (Обзор работ лаборатории анатомии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР)

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY, L. A. LEBEDENKO. (*A REVIEW*). ULTRASTRUCTURAL ANATOMY OF HIGHER PLANTS. (A SURVEY OF THE PAPERS PUBLISHED BY THE LABORATORY OF PLANT ANATOMY OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES BOTANICAL INSTITUTE)

Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск: Карелия, 1972. 296 с., 142 табл. Т. 1750. Ц. 3 р. 47 к.

Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука, 1972. 144 с., 62 ил. Т. 1350. Ц. 1 р. 27 к.

Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с., 85 ил. Т. 2300. Ц. 2 р. 16 к.

Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосемянных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с., 86 ил. Т. 1350. Ц. 1 р. 62 к.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с., 78 ил. Т. 1700. Ц. 2 р. 20 к.

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 192 с., 91 ил. Т. 1150. Ц. 2 р. 10 к.

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980, 248 ил. Т. 1500. Ц. 8 р. 70 к.

В общей сумме тех достижений науки и техники второй половины XX в., которые обычно обозначаются как НТР — научно-техническая революция, есть и главы, относящиеся к революции биологической. При всей спорности этой терминологии надо признать, что ряд достижений в области биологии действительно заставил самым глубоким образом пересмотреть многие парадигмы (если воспользоваться модным выражением Т. Куна), бывшие в ходу в первой половине нашего века. Среди этих достижений обычно — и вполне по праву — называют работы Уотсона и Крика по строению молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты и Жакоба и Моно по системе ДНК—РНК, осуществляющей синтез белков на рибосомах. Надо признать, однако, что наряду с этими — бесспорными и в какой-то мере эпохальными — достижениями современная биология («биология конца века») имеет и ряд других, может быть, и менее громких, но столь же неотъемлемых от общей картины биологии наших дней.

К этим достижениям надо бесспорно причислить и работы в области исследования клеток и тканей под электронным микроскопом. Любопытно, что это направление было связано не только (даже, может быть, не столько) с изобретением самого электронного микроскопа, сколько с появлением ультрамикротомов, позволивших поместить под пучок электронов не одни суспензии из размельченных клеток, но и целостные объекты — срезы. Как это обычно было в биологии, первые шаги в новой области сделали зоологи и медики, тогда как ботаники спохватились несколько позднее. Особенно запаздывали в этом отношении наши соотечественники, которых взрыв интереса к микроскопическим картинам растительной клетки при увеличении в десятки тысяч раз застал несколько врасплох. Область эта, получившая название ультраструктурной ботаники (или ультраструктурной гистологии), начала развиваться с середины 50-х годов. Перед исследователями поистине открылась целина, огромный новый, мало знакомый или очень плохо знакомый мир. Сотни публикаций в основных научных журналах Северной Америки и Европы интерпретировали картины, возникающие на экранах электронных микроскопов.

Первые работы в области электронной микроскопии растительных объектов в СССР проводились отдельными исследователями в различных ботанических лабораториях, преследовавших разные цели изучения тонкого строения клетки. Одним из первых коллективов, целенаправленно изучавших ультраструктуру тканей высших растений, была группа микроскопистов в г. Кишиневе (АН МССР) под руководством чл.-корр. АН МССР Б. Т. Матиенко. Основным объектом этих исследований была ультраструктура плодов, и в первую очередь их паренхимных тканей. За эти работы Матиенко был удостоен в 1981 г. Государственной премии Молдавской ССР.

Однако наиболее продуктивной группой по электронно-микроскопическим исследованиям высших растений в СССР является коллектив ученых Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) под руководством М. Ф. Даниловой.

Прежде чем перейти к рассмотрению работ этого коллектива, следует, нам думается, напомнить о некоторых особенностях микрофотографий, получаемых на электронном трансмиссионном микроскопе. Любопытно, что об этих вполне впрочем очевидных вещах иногда забывают не только те, кто читает работы по электронной микроскопии, но и сами авторы этих исследований. Прежде всего надо всегда помнить, что поток электронов способен убить все живое, встреченное на его пути, поэтому на экране ЭМ мы видим всегда картину мертвой клетки. Разумеется, и под объективом обычного светового (фотонного) микроскопа мы большей частью рассматриваем мертвые клетки, убитые в процессе фиксации. Но всегда есть возможность проверить эти постмортальные наблюдения и на живой клетке, и это обстоятельство немаловажно.

Отмеченная выше — не самая существенная особенность работы с электронным микроскопом. Дело в том, что срез для фотонного микроскопа обычно делается толщиной, сопоставимой с размером самой клетки высшего растения. Размеры ее, оставляя в стороне крайние случаи, варьируют в относительно небольших пределах от 20 до 50 мкм ($1 \cdot 10^{-7}$ м). Относительная прозрачность растительных тканей для света делает вполне возможным нормальный анализ среза примерно такой же (обычно все же несколько меньшей) толщины. Используя срезы, параллельные различным осям симметрии ткани (или клетки), мы в поле зрения получаем вполне адекватную картину клетки, лишь немного искаженную артефактами, возникшими в процессе приготовления препарата.

Для обычных трансмиссионных ЭМ, с помощью которых и выполнено подавляющее большинство исследований в области ультраструктурной гистологии растений, нужны несравненно более тонкие срезы, способные, не разрушаясь, пропустить через себя поток электронов. Опять-таки, как общее правило, ультратонкий срез (не будем здесь говорить о репликах — техника в ботанических исследованиях у нас в СССР мало популярная) имеет толщину в 50—100 нм (1 нм$=1 \cdot 10^{-9}$ м), т. е. примерно в 300—500 раз меньше высоты (толщины) клетки. Чтобы яснее представить себе ситуацию, вообразим комнату, залитую некой смолой и разрезанную на пластины толщиной примерно в две сложенные ладони. Очень трудно по каждому из этих срезов восстановить расположение мебели и людей в этой комнате. При этом надо учесть, что почти невозможно получить непрерывную серию пластин, так как всегда часть из них приходится выбраковывать.

Поэтому не приходится удивляться, как долго и сложно создавалась объемная картина такой, казалось бы, сверхизученной органеллы, как хлоропласт. О том, что эти трудности отнюдь не преодолены и по сей день, свидетельствует недавно опубликованная работа таких корифеев молекулярной биологии, как сотрудники Межфакультетской проблемной научно-исследовательской лаборатории молекулярной биологии и биоорганической химии МГУ (Бакеева, Ченцов, Скулачев, 1982), по трехмерной реконструкции митохондрий клеток сердечной мышцы, в которых было установлено, что эти митохондрии представляют собой сложную структуру из отдельных митохондрий, связанных между собой особыми образованиями — контактами. В случае растительных клеток такая реконструкция проведена не была, поэтому остается неизвестным, не существуют ли гигантские митохондриальные комплексы и в других тканях, менее специализированных, чем ткани сердечной мышцы?

Более того, хотя разглядывание электронных микрофотографий является безусловно привлекательным занятием, все же интерпретация их — даже в двух измерениях — представляет часто значительные трудности. Достаточно вспомнить дискуссии, обычно возникающие на любых публичных обсуждениях структуры хлоропластов, по такому, казалось бы, достаточно элементарному вопросу: сколько внешних мембран одевает пластиду — две, три или семь (как достаточно убедительно утверждает А. М. Силаева, 1980).

В этом плане следует упомянуть и растровый электронный микроскоп («скан», как называется он на лабораторном жаргоне), дающий, так сказать, внешнюю, объемную картину рассматриваемых тканей. Хотя школа Даниловой почти не использует этот прибор, служащий главным образом орудием в руках специалистов по сравнительной морфологии, надо признать, что скан может быть полезен и для тех целей, которые ставят себе цитофизиологи. Однако работа и с этим прекрасным прибором имеет свои достаточно серьезные ограничения. И хотя, как говорит французская пословица, сравнение не доказательство, мы все же позволим себе утверждать, что между фотографией, полученной на растровом микроскопе, и микрофотографиями как на ЭМ, так и на обычном световом примерно та же разница, что между фотографией здания и его архитектурным чертежом — планом. Существуют прекрасные атласы фотографий, полученных на скане (к сожалению, на русском языке их пока нет), из которых один из первых вышел еще в 1972 г. (Troughton, Donaldson, 1972), но они не заменили вполне естественного желания ученого посмотреть, а что внутри клетки, органеллы и т. д.

Итак, попытавшись оценить как огромные преимущества трансмиссионной электронной микроскопии, так и присущие ей ограничения, перейдем к изложению тех достижений, которые числятся в активе ленинградской школы ультраструктурной анатомии растений. Укажем, что ученые этой школы находятся в полном расцвете сил и каждый год кто-нибудь из них публикует новые данные, расширяющие и дополняющие тот материал, который изложен в рассматриваемых нами монографиях. Все же семь публикаций этого коллектива являются достаточно представительными для школы в целом, для ее достижений и заявок на будущее.

Рассматривая эти публикации в хронологическом порядке, отметим прежде всего «Атлас ультраструктуры растительных клеток», опубликованный в 1972 г. Это издание сыграло очень большую роль в развитии электронно-микроскопических исследований в нашей стране. Интерпретация микрофотографий, полученных на трансмиссионном электронном микроскопе, представляет определенные трудности для специалистов, впервые с этими картинами сталкивающихся. Наличие эталонных микрофотографий, образцово выполненных (и образцово репродуцированных) и при этом весьма квалифицированно прокомментированных, было для советских микроскопистов очень важным. «Атлас» суммировал первый опыт наших исследователей в этой, столь перспективной области. «Атлас» был задуман в двух частях, из которых вторая часть должна была описывать ультраструктуру тканей, т. е. клеток, достаточно высоко дифференцированных. Задача эта оказалась весьма сложной, и коллектив, руководимый Даниловой, смог ее выполнить только спустя 8 лет.

В том же году, когда был выпущен «Атлас», вышла книга «Цитологические основы дифференциации ксилемы» Ю. В. Гамалея. Объектом этой работы были проростки ели и сосны, у которых изучали дифференциацию трахеид первичной ксилемы корня. Цитологически зрелые водопроводящие элементы высших растений характеризуются чрезвычайно просто — протопласта у них нет вовсе. Однако этот процесс разрушения протопласта осуществляется самой клеткой и лишь последующее вымывание его остатков производится механическим током воды.

В теле высшего растения многие клетки работают в мертвом состоянии. Таковы все (или большинство) клетки склеренхимы, которые отмирают из-за чрезмерного развития оболочек и выполняют механические функции, таковы клетки опробковевшие (в первую очередь клетки феллемы), где суберин, непроницаемый для воды и газов, обрекает протопласт на медленное отмирание от удушья. В обоих этих примерах «самоубийственной дифференциации» смерть клетки — это следствие ее специализации, в случае же водопроводящего элемента смерть клетки — это цель, поскольку наличие даже небольшой белковой пленки препятствует движению воды. Отсюда очевидно, сколь важной была задача, поставленная автором монографии. Ему удалось показать в деталях сложный процесс дезагрегации протопласта, выполняющего при этом еще и работу по созданию вторичной оболочки, и роль в этих процессах отдельных элементов живой части клетки: эндоплазматического ретикулума и диктиосом, с одной стороны, и с другой — лизосом, тесно связанных с развитием вакуоли. Работа Гамалея была в мировой литературе одной из первых, посвященных этой сложной проблеме, и надо сказать, что последующие исследования многих авторов подтвердили и фактические данные монографии, и высказанные автором предположения о деталях этого сложного процесса.

1974 г. был особенно продуктивен для ленинградской школы ультрамикроскопистов, поскольку в этом году вышли две книги членов этого коллектива. Первой из них по времени выхода была монография Даниловой «Структурные основы поглощения веществ корнем». Проблема, поднятая в этой книге, — одна из ключевых в физиологии растений, имеющая еще и огромное прикладное значение. В сложном процессе поглощения воды и растворенных в ней минеральных веществ, пожалуй, наиболее загадочным является роль пропускных клеток эндодермы, этих не гипотетических, но вполне реальных «демонов Максвелла», пропускающих одни молекулы и гонящие прочь другие. Столь же любопытной является и роль элементов протоксилемы, того порога, после которого и вода, и растворенные в ней вещества поступают в водный ток, подчиняющийся, как до сих пор считает физиология растений, на 90 % чисто физическим закономерностям «теории сцепления» Джолли и Диксона, сформулированной около 100 лет тому назад. Нельзя сказать, что в работе Даниловой эти проблемы получили свое окончательное решение, но они внесли ясность во многие вопросы, бывшие до этого весьма неясными. С нашей точки зрения, пожалуй, наиболее интересным является констатация того удивительного факта, что поступление водных растворов в клетки ксилемы должно происходить в тот момент (и, по-видимому, только в тот момент), когда эта клетка, так сказать, еще полуживая. Именно это условие, вероятно, определяет исключительную адаптированность структуры протоксилемы с ее своеобразным частичным вторичным утолщением, поскольку эту структуру находят с самых первых этапов появления наземной растительности (т. е. где-то в силуре) и до наших дней.

Второй монографией была книга Е. А. Мирославова «Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений». Классический объект многих отрядов ботаников — от физиологов и до палеоботаников — эпидерма покрытосеменных — получила в работе Мирославова, можно сказать, исчерпывающее описание на ультраструктурном уровне. Среди многочисленных, весьма важных фактов, добытых этим исследователем, отметим те, которые привели к пересмотру обычных представлений о покровных клетках эпидермы, якобы достаточно пассивных в физиологическом отношении, играющих роль своеобразной ограды тела. Их активность оказалась гораздо более разнообразной, что, в частности, доказывается наличием у них пластид особой формы, играющих определенную роль в клеточном метаболизме. Чрезвычайно интересна и картина кутикулы, вскрытая на электронном уровне; эта, казалось бы, непрерывная пленка, как выяснилось, пронизана мельчайшими канальцами, заполненными тончайшими слоями пектина, способным менять свой объем в зависимости от влажности воздуха. Очень много нового было внесено и в понимание физиологической роли трихом — образований, весьма активных в молодом возрасте и только при старении начинающих играть главным образом защитную роль.

В 1977 г. вышла в свет монография А. Е. Васильева «Функциональная морфология секреторных клеток растений». При всем разнообразии веществ, экскретируемых растениями или во внешнюю среду или во внутренние полости, выделительные системы имеют некоторые общие черты. Было установлено, что именно в таком типе клеток при всем различии их структур, вызванном химическим составом секрета, наблюдаются аналогии с животными клетками. В этом глубоко специализированном типе клеток выявляется тот общий древнейший пласт, который — в потенции — характеризует любую живую клетку на нашей планете. Кроме этих общих сопоставлений, в книге даны описания различных типов секреторных тканей, которые также представляют очень большой интерес, тем более что многие из исследованных автором растений являются практически очень важными. В этом плане, пожалуй, наиболее существенными представляются данные по терпеноидогенным клеткам, поскольку именно этот класс веществ имеет наибольшее хозяйственное значение. Васильев установил, что синтез терпенов связан с мощным развитием агранулярного ретикула в виде сети трубок. Именно в этой структуре автор видит черты параллелизма со стероидогенными клетками животных. Вопросы синтеза и экскреции терпеноидов при подсочке хвойных до сих пор еще являются предметом дискуссии, и данные автора в этом плане очень важны.

Последней по времени монографией из серии рецензируемых является книга «Развитие хлоренхимы листа» (1978), написанная Ю. В. Гамалеем совместно с сотрудником Никитского ботанического сада ВАСХНИЛ Г. В. Куликовым. Зеленая клетка высшего растения — основной продуцент органического вещества на Земле. Как и любая интенсивно работающая система, фотосинтезирующий лист имеет относительно короткий срок службы, у большинства растений — это несколько месяцев вегетации, но иногда 7—8 лет. Онтогенез этой клетки, достижение ею максимальной продуктивности, последующее старение до сих пор изучены на ультраструктурном уровне недостаточно, и рецензируемая монография заполнила очень существенный пробел в наших знаниях. Представление о том, что развитие клетки от ювенильного состояния и до появления необратимых старческих изменений в основном контролируется внутриклеточными воздействиями преимущественно гормональной природы, развиваемое авторами, не является совершенно новым, но его ультраструктурное обоснование — безусловная заслуга Гамалея и Куликова.

Перечисленные 5 монографий, разумеется, не исчерпывают творческой активности группы исследователей, возглавляемых Даниловой. Огромный опыт работы с электронной оптикой, накопленный за полтора десятилетия, нашел свое отражение и в ряде статей, выступлений на совещаниях самого различного уровня, тезисах и т. д. Все это позволило в 1980 г. опубликовать продолжение первого «Атласа» — «Атлас ультраструктуры растительных тканей». Не являясь исчерпывающим, он все же представляет собой одну из наиболее полных сводок этого типа в мировой литературе и действительно может считаться образцом изданий такого рода.

Подытоживая сказанное, следует признать, что группа М. Ф. Даниловой превосходно разработала стратегию своего поиска. Эти исследователи выявили наиболее актуальные вопросы ультраструктурной ботаники и полученные ими результаты выдвинули советских ботаников-ультрамикроскопистов на одно из первых мест в мире.

А. А. Яценко-Хмелевский, Л. А. Лебеденко.

Ленинградская лесотехническая академия,
Ленинградский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 11 VII 1984.

Э. С. Ан, К. С. Ботман, В. Е. Гончаров, И. К. Дудура, Л. Я. Кульбашина. Заповедные территории Узбекистана/Под общей редакцией В. И. Рацека. Ташкент: Узбекистан, 1982. 71 с. Т. 20 000. Ц. 1 р. 30 к.

I. T. VASSILCHENKO. *E. S. AN, K. S. BOTMAN, V. E. GONCHAROV, I. K. DUDURA, L. Ya. KUL'BASHINA.* RESERVE TERRITORIES OF UZBEKISTAN. 1982

На территории Узбекистана представлены все ландшафты Средней Азии (за исключением ландшафта Восточного Памира), поэтому обзор заповедных территорий Узбекистана очень важен и интересен.

В рецензируемой книге указано, что по состоянию на 1 I 1979 в Узбекистане имеется 13 заповедников с общей площадью 252.5 тыс. га. Заповедники размещены в различных природных областях республики, что повышает их ценность. Кроме заповедников, есть 7 заказников, народный парк и питомник по выращиванию джейранов.

В книге описаны заповедники разных типов. Арчевые леса в основном охраняются в заповедниках Чаткальском (расположенном на Западном Тянь-Шане, близ с. Паркент, на площади 35.2 тыс. га), Зааминском (на северном склоне Туркестанского хребта, близ г. Джизака, 10.5 тыс. га), Нуратинском горно-орехоплодном (на северном склоне хр. Нуратау, 22 537 га), Кызылсуйском (на северо-западном склоне Гиссарского хребта близ г. Яккабага, 30 094 га) и Миракинском (близ г. Шахрисябза, 40 тыс. га).

Тугайные заповедники: Арал-Пайгамбар (на острове р. Амударьи близ г. Термеза, т. е. в наиболее жаркой зоне Средней Азии, на площади 3043 га); в этих местах еще в 20-х годах обитал туранский тигр, ныне истребленный здесь и даже в тугаях Таджикистана, где он был до 50-х годов (в «Пархарских» тугаях близ сопки Ходжа-мумын); Кызылкумский (по берегу р. Амударьи близ г. Чарджоу, 3985 га); Зеравшанский (в низовьях р. Зеравшан, 2518 га); Абдусаматский (в среднем течении р. Сырдарьи, вдоль ее берега, на островах Каттаарал и Волчий, 2158 га); Бадай-тугайский (в Кара-Калпакской АССР в низовьях р. Амударьи, 6497 га).

Среди охраняемых территорий Узбекистана очень интересны песчано-пустынные заповедники: Каракульский (в низовьях р. Зеравшан, 21 021 га); Арнасайский (вдоль северного склона хр. Нуратау, в Джизакской обл., 63 тыс. га); Варданзинский (близ г. Шарифхан к востоку от г. Бухары, 342 га).

В книге показана важность заповедного дела как для сохранения уникальных, редких и ценных растений и животных, так и генофонда диких сородичей культурных растений (и животных).

Книга издана на хорошей бумаге, в изящном переплете, снабжена многочисленными цветными фотографиями, написана хорошим литературным языком и легко читается. Правда, фотографии не документированы и неясно, натурные они или объекты засняты в Ботаническом или Зоологическом садах. Характеристика растительного (да и животного) мира заповедных территорий дана лишь в общем виде. Но поскольку книга носит научно-популярный характер и явно рассчитана на массового читателя, неспециалиста, то детальные характеристики растительности и животного мира были бы здесь вряд ли уместны.

Необходимо отметить следующее. С первого взгляда читателю представляется, что выполненная в Узбекистане большая работа по организации охраняемых территорий полностью обеспечивает задачи охраны природы в республике. Но при изучении географического размещения заповедных территорий в Узбекистане выясняется, что районы с наибольшей концентрацией уникальных и редких видов и те, где генофонд диких сородичей культурных растений чрезвычайно разнообразен, остались вне заповедных территорий. И это тем более странно, что были многочисленные представления ученых-биологов, резолюции различных совещаний, конференций, статьи в газетах и журналах (в том числе и на страницах узбекских газет).

Так, например, авторы в конце книги уделили несколько строк хр. Кугитанга как заказнику, где подлежат охране винторогий козел (мархур) и горный бухарский баран. Фактически эти животные уже истреблены на Кугитанге, как истреблены и такие представители животного мира, как медведи (особая, западно-гиссарская форма!), киики (они почти нацело истреблены и в Байсунских горах) и другие животные. Охрана Кугитанга, как мы имели возможность неоднократно убедиться, носит чисто формальный характер. А ведь Президиум АН СССР еще в 1957 г. рекомендовал организовать на Кугитанге Узбекско-туркменский заповедник. Эта рекомендация основывалась на убедительных представлениях ряда крупных ученых об исключительном обилии уникальных видов растений на Кугитанге, а также на ценности еще сохранившихся в этом районе арчевых лесов (см: Попов, 1923; Невский, 1937; Коровин, 1961, и др.). В связи с этим нельзя не привести высказывание К. Д. Мухамедшина и С. К. Сартбаева (1981) о том, что в западной части Гиссарского хребта, в пределах Узбекистана, располагаются «наиболее продуктивные арчевники, встречающиеся в настоящее время в СССР» (с. 57). Вот в этих-то арчевниках и следовало бы выделить заповедные территории, организовать их действенную охрану и изучение! Второй район, заслуживающий особого внимания ботаников (и биологов вообще), — это бассейны рек Сангардака и Тупаланга (в Сурхандарьинской обл.), о замечательном богатстве которых уникальными и практически важными растениями существует целая литература. О Сангардаке и Тупаланге писали В. П. Дробов (1951), Ф. Х. Джангуразов (1951), И. Т. Васильченко (1957), И. Т. Васильченко и Л. И. Васильева (1971), Р. В. Камелин (1973) и др. По заданию Госкомитета лесного хозяйства Совета Министров УзССР в 1957 г. бригада специалистов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Узунского лесхоза (на территории которого и располагаются названные бассейны) и Субтропической станции (в г. Денау) обследовали эти бассейны и установили наличие там массы очагов диких субтропических плодовых пород (граната, хурмы, унаби, туты, винограда и других растений) и лесных замечательных пород: виды каркаса (*Celtis*), сумаха *Rhus coriaria*, высокоствольный ясень *Fraxinus potamophila*, рощи платана *Platanus orientalis* и многих других. Именно здесь находятся истоки нашего субтропического плодоводства, основу которого заложили древние садоводы, сумевшие вывести из дикой флоры методами народной селекции замечательные сорта культурных плодовых растений (Попов, 1929; Вавилов, 1931; Запрягаева, 1978). Бригада выделила особо ценные участки и рекомендовала объявить их памятниками природы и заповедать хотя бы эти участки, уж не ставя вопрос о заповедании больших территорий. Но и это не было выполнено и уничтожение уникальных и ценнейших растений и их целых очагов продолжалось. Более того, в одном из наиболее замечательных мест в бассейне р. Сангардак (ущелье р. Обинаурус) было организовано строительство дома отдыха! Еще более «не повезло» природе бассейна р. Тупаланг. Там было запланировано строительство плотины, с образованием Тупалангского моря и с затоплением значительной площади долины Тупаланга — основной сокровищницы как уникальных видов растений, так и богатейшего генофонда сородичей культурных растений. Вместо обсуждения вопроса о возможности отсрочки или снятия проекта строительства плотины или изменения места ее строительства В. И. Рацек (редактор рецензируемой книги) в газете «Правда Востока» 3 IX 1978 выступил с заявлением, что ущерб, нанесенный природе затоплением долины Тупаланга, «несомненно окупится за счет развития орошаемого земледелия». Это заявление было сделано голословно, без учета всех многообразных последствий затопления, без оценки растительных богатств, которые безвозвратно погибнут при затоплении. Но этого мало — Рацек предлагает также создать на Тупаланге Народный парк, где будут все условия для отдыха: дома отдыха, туристские базы. В связи с этим еще раз подчеркиваю: бассейн Тупаланга должен быть заповедным!

Много уникальных растений и компонентов генофонда диких сородичей культурных растений нам известны в бассейнах рек Пскема и Угама, о чем писали М. Г. Попов (1929), С. С. Калмыков (1939), П. С. Чабан (1941), Н. В. Павлов (1947) и многие другие ботаники и растениеводы. Но эти территории также не фигурируют в числе заповедных.

Итак, мы приходим к выводу, что, несмотря на большое число заповедников в Узбекистане, описанных в рецензируемой книге, в планировке заповедников допущены серьезные пробелы, которые вопреки оптимизму Рацека дорого обойдутся делу охраны природы и селекции и генетике завтрашнего дня и, вероятно, нанесут природе невосполнимые потери. Исправить это положение — срочная задача деятелей науки и культуры и общественности Узбекской ССР.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 26, № 3, с. 8—107. — *Васильченко И. Т.* Новинки флоры Тупаланга. — Бот. материалы (Ленинград), 1957, т. 18, с. 13—19. — *Васильченко И. Т.* Состояние и очередные неотложные задачи охраны объектов растительного мира в Средней Азии и Казахстане. — В кн.: Материалы совещ. по охране объектов растительного мира. Ташкент: Фан, 1971, с. 14—28. — *Васильченко И. Т.*, *Васильева Л. И.* Охрана реликтов среднеазиатской флоры в Западном Гиссаре (в бассейнах рек Сангардака и Тупаланга). — В кн.: Материалы совещ. по охране объектов растительного мира. Ташкент: Фан, 1971, с. 154—165. — *Джунгуразов Ф. Х.* Субтропические плодовые бассейны р. Тупаланг. — Изв. АН ТаджССР, отд. ест. наук, 1951. вып. 18, с. 89—101. — *Джангуразов Ф. Х.* Орехоплодные в бассейне р. Тупаланг. — Изв. Отд. ест. наук АН ТаджССР, 1957, вып. 21, с. 109—119. — *Дробов В. П.* Растительные ресурсы Гиссарского хребта (бассейн р. Тупаланг). Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1951. 96 с. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1978. 594 с. — *Калмыков С. С.* Дикие плодовые заросли Южного Казахстана. — Народ. хоз-во Казахстана, 1939, вып. 9—10, с. 71—76. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 255 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН ТаджССР, 1961. 452 с. — *Мухамедшин К. Д.*, *Сартбаев С. К.* Арча — дерево жизни. Алма-Ата: Кайнар, 1981. 175 с. — *Невский С. А.* Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. — Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 1937, вып. 5, с. 199—346. — *Павлов Н. В.* Растительные ресурсы Южного Казахстана. М.: Изд-во МОИП, 1947. 203 с. — *Попов М. Г.* Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1929, т. 22, № 3, с. 24—294. — *Попов М. Г.* Флора пестроцветных толщ. — В кн.: Тр. Туркест. науч. общества. Т. I. Ташкент: Туркест. гос. изд-во, 1923, с. 3—42. — *Сабиров Б. З.* Дикие плодовые растения Сурхандарьинской области Узбекской ССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 17 с. — *Чабан П. С.* Казахстанские субтропики. — В кн.: Материалы исслед. растительности Казахстана. Л.: Изд-во АН СССР, 1941, т. 20, с. 201—229.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 I 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.175 : 631.4 (479.22)

Бот. журн., т. 70, № 5

Н. А. Ярулина. Первичная биологическая продуктивность почв дельты р. Терека. — М.: Наука, 1983. 87 с. Т. 600. Ц. 95 к.

V. B. GOLUB. *N. A. YARULLINA.* PRIMARY BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF SOILS OF THE TEREK RIVER DELTA. 1983

Рецензируемая монография посвящена характеристике биологической и хозяйственной продуктивности ряда растительных сообществ дельты Терека. Основное место в книге как по содержанию, так и по объему (50 с.) отведено результатам наблюдений за разногодичной и сезонной динамикой надземной и подземной биомассы двух луговых и четырех пустынных фитоценозов. Эти наблюдения велись в течение трех лет (1973—1975 гг.). Поставленная автором задача — выявление связи накопления биомассы в различных сообществах с факторами внешней среды — без сомнения важна как в теоретическом, так и в практическом отношениях. Однако, на наш взгляд, решая эту задачу, автор допускает ряд методических просчетов.

Так как работы по изучению закономерностей накопления биомассы растительных сообществ приобретают все больший размах, хочется подробнее остановиться на анализе недостатков проведенных исследований и этим, возможно, предостеречь от повторений ошибок.

При организации многолетних наблюдений за динамикой растительной массы фитоценозов нужно думать о том, чтобы результатами таких работ могли пользоваться другие исследователи. Для этого необходимо очень четко указывать место фитоценозов, представленных на стационарных участках, в общей классификации растительных сообществ того региона, где они находятся. Вот такой общей классификации растительности дельты р. Терек в рецензируемой книге нет, как нет и ссылки на используемую классификацию. Правда, на с. 11 указывается, что автор принял классификацию А. П. Шенникова (1935). Очевидно, это описка, так как в статье А. П. Шенникова речь идет не о конкретном синтаксономическом составе растительных сообществ какого-либо района, а о принципе классификации лугов. Если бы в книге были приведены полные флористические списки растительных сообществ стационарных участков, то в этом случае можно найти место этим фитоценозам в классификационных системах, которые могут быть построены в будущем. Но так как в монографии для каждого сообщества видов называется только несколько наиболее обильных, сделать это будет затруднительно.

Из характеристики стационарных участков ясно (с. 12), что они не были огорожены. В осенне-зимний период (октябрь—март) на них пасли скот, а в весенне-летнее и раннеосеннее время (апрель—сентябрь) их не использовали, а именно с апреля по сентябрь проводили учеты объема надземной фитомассы. Возникает вопрос, была ли одинакова во все три года пастбищная нагрузка на участках в октябре—марте? Только при одинаковой ежегодной ее величине ею как постоянным фоном можно пренебречь, анализируя разногодичную динамику растительной массы. Но о том, что пастбищная нагрузка на стационарных участках каким-то образом нормировалась, в книге Яруллиной ничего не говорится. Исходя из нашего личного опыта, трудно также представить, что в апреле—сентябре, когда проводили учеты, на неогороженные участки, находящиеся в 3—5 км от села, не заходил скот.

Доказательством влияния того или иного фактора внешней среды на продуктивность сообщества автор считает наличие большой величины коэффициента линейной корреляции между анализируемыми переменными. Действительно, числовые значения коэффициентов корреляции, отражающих связь продуктивности надземной массы сообществ с суммами осадков и температурами, во многих случаях имеют весьма большие величины (0.95—0.98). Однако Яруллина не обратила внимания на то обстоятельство, что при всего лишь трехлетних учетах ошибка коэффициента корреляции настолько велика, что ни один из коэффициентов, приводимых в монографии, недостоверен, и поэтому их большая величина не может служить доказательством наличия влияния того или иного фактора на продуктивность сообщества.

Кроме этих явных методических просчетов, в организации исследований и обработке полученных результатов можно пожелать автору оптимизировать число учетных площадок. Во всех шести типах сообществ, на которых вели стационарные наблюдения, срезание надземной фитомассы делали с одинаковым числом повторностей: 10 площадок по 1 м^2. Но данные, приводимые в монографии, свидетельствуют о том, что варьирование величины надземной массы на разных участках существенно различалось. Так, в эфемерово-петросимониевой ассоциации коэффициент вариации зеленой фитомассы на учетных площадках был примерно в 2 раза меньше, чем на эфемерово-полынно-карагановой. Рационально было бы вначале задаться необходимой точностью определения продуктивности, а затем, после первых учетов, исходя из степени неоднородности надземной массы, по формулам, приводимым во всех пособиях по статистике, определить число повторностей. Число учетных площадок при заданной точности на каждом стационарном участке было бы пропорционально квадрату дисперсии величины надземной массы сообщества.

Удивляет способ отбора образцов для наблюдений за сезонной и разногодичной динамикой солей в почве. Вместо того чтобы пользоваться буром, на стационарном участке размером 400 м^2 закладывались в двухкратной повторности почвенные разрезы глубиной 2—3 м. Судя по рис. 5 рецензируемой монографии, такой учет проводили 3 раза за вегетационный сезон. Это значит, что на каждом участке было вырыто за три года 18 почвенных ям. Кроме того, для учета подземной фитомассы 6 раз за вегетационный сезон на стационарном участке брали в двухкратной повторности монолиты 25×25×50 см. Во что же превратилась поверхность участка к моменту последних учетов третьего года наблюдений в результате таких «землеройных» работ? И как на таких изрытых участках можно было в каждый из шести месяцев наблюдений размещать случайным образом по 10 учетных площадок в 1 м^2 для срезания надземной массы растений? Возможно, что все это было не так, однако только таким образом буквально можно понять написанное на с. 11—13.

Во второй части книги дается оценка общего биологического и хозяйственного запаса растительной массы дельты р. Терек. Общий запас растительной массы того или иного сообщества рассматривался как сумма: 1) полной продуктивности зеленой фитомассы, 2) максимальной продуктивности подземной фитомассы и 3) максимальной величины мертвой растительной массы. Поскольку в октябре—марте на участках пасли скот, то величина общей биологической продуктивности, рассчитанная автором, явно занижена по крайней мере за счет съеденной в осенне-зимний период части мертвой растительной массы, поэтому неправомерны и сопоставления биологической продуктивности изученных сообществ между собой и с продуктивностью фитоценозов других регионов (Туркмении, Азербайджана и др.) — ведь пастбищная нагрузка на сравниваемых сообществах могла быть разной.

Представляет интерес приводимая автором карта биологической продуктивности зеленой фитомассы растительных сообществ дельты р. Терек. Из легенды и текстового объяснения к ней видно, что величина зеленой фитомассы растет при увеличении увлажнения и снижения засоленности почв экотопа.

Яруллина определила хозяйственную урожайность сенокосов и пастбищ дельты р. Терек. Эти определения были сделаны расчетным путем. Исходными данными являлись значения веса зеленой фитомассы, которые умножались на коэффициенты, учитывающие поедаемость, сохранность травостоя и долю надземной массы, попадаемой в укос (при сенокосном использовании растительного покрова). Все коэффициенты, как указывает автор (с. 63), были взяты из литературных источников (Ларин, 1952; Цаценкин, 1952). Здесь же сопоставляются у разных типов сообществ величины «полной продуктивности». Последнюю определяли как сумму максимальных в течение вегетационного сезона значений продукции зеленой фитомассы видов растений, составляющих сообщество. Автор приходит к выводу, что «полная продуктивность» пустынных сообществ имеет близкие значения с этим же показателем у луговых фитоценозов, но доля изымаемой человеком продукции в луговых сообществах в 1.5 раза выше, чем в пустынных. Тот факт, что полная продуктивность пустынных и луговых ценозов примерно одинакова, весьма интересен, но в силу допущенных Яруллиной методических ошибок в организации учетов на стационарных участках (неизолированность последних от хозяйственного использования) такой вывод вызывает определенное недоверие.

На основе химических анализов отдельных видов растений была рассчитана энергетическая ценность (в к. е.) хозяйственной массы ряда растительных сообществ дельты р. Терек. Такое определение питательности кормов вполне допустимо. В то же время следует иметь в виду, что если с растениями дельты Терека не проводили зоотехнических опытов и их результатами автор не пользовалась, то расчетный метод дает лишь весьма ориентировочную характеристику питательности кормов. Яруллина приводит также данные о содержании зольных элементов в ряде доминантных видов природных кормовых угодий. Так как производятся сравнительные оценки по содержанию этих элементов у разных видов, необходимо было сопроводить обсуждение этого материала статистической обработкой, доказав достоверность избирательного характера накопления зольных элементов разными видами.

Заканчивается книга рекомендациями по рациональному использованию и улучшению природных кормовых угодий дельты Терека. Это делается по результатам обобщения литературных данных. Учитывается, что пастбищная нагрузка в последние годы превышала допустимую. Это привело, как установила автор, к дигрессионным сменам растительности, сопровождаемым снижением ее продуктивности.

В заключение подчеркнем, что изучение в течение нескольких лет динамики продуктивности растительных сообществ и связи ее с факторами внешней среды дорогостояще и трудоемко, поэтому особенно важно в методическом отношении строго организовать такие исследования, чего, к сожалению, не было сделано Яруллиной и что в конечном счете значительно снизило ценность ее работы.

В. Б. Голуб.

Астраханский государственный педагогический институт
им. С. М. Кирова.

Получено 22 III 1984.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 582.26

ВТОРОЙ РАБОЧИЙ СЕМИНАР ДИАТОМОЛОГОВ
(Борок, 16—20 IV 1984)

I. V. MAKAROVA. THE SECOND WORKING SEMINAR OF DIATOMOLOGISTS (BOROK, 16—20 IV 1984)

На Первой Всесоюзной школе диатомологов, проходившей под Ленинградом в марте 1982 г. (см.: Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1716—1721) было предложено в период между Школами проводить семинары по более узким темам, затрагивающим современные вопросы методики исследования и практического использования диатомовых водорослей. С 16 по 20 IV 1984 г. в Борке (Институт биологии внутренних вод АН СССР—ИБВВ) состоялся Второй рабочий семинар. Тема семинара — «Применение методов электронной микроскопии при изучении морфологии панциря диатомовых водорослей».

В работе семинара приняли участие более 20 специалистов из 12 учреждений 8 городов страны: Москвы, Ленинграда, Киева, Минска, Одессы, Новосибирска, Иркутска, Сыктывкара.

Программа работы семинара была построена по следующему плану: в 1-й день были заслушаны все доклады, предусмотренные программой, а в последующие дни каждому участнику была предоставлена возможность работы на сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах (СЭМ, ТЭМ) и световом (СМ). Коротким приветственным словом работу семинара открыл один из его организаторов **С. И. Генкал** (ИБВВ).

Первый обзорный доклад «Достижения электронно-микроскопических исследований и их значение для систематики диатомовых водорослей» сделала **И. В. Макарова** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР — БИН, Ленинград). В исторической последовательности изложены этапы изучения структуры панциря диатомей при помощи ТЭМ и СЭМ и обобщены достижения, на основании которых в настоящее время осуществлены таксономические преобразования и выявлены родственные связи между отдельными таксонами, что имеет большое значение для построения эволюционной классификационной системы диатомовых водорослей.

С. С. Метелев (ИБВВ) ознакомил участников семинара с принципами работы и конструктивными особенностями современных электронных микроскопов (ЭМ) и указал на их основные преимущества по сравнению с СМ. Усовершенствование ЭМ идет по пути повышения разрешающей способности и разработки приставок, расширяющих возможности приборов при исследовании различных объектов.

И. М. Балонов (ИБВВ) рассказал об устройстве микроманипулятора и его действии, а также предложил несколько способов обработки проб современных диатомовых водорослей с целью изучения их панцирей в СМ, ТЭМ, СЭМ.

С. И. Генкал поделился опытом применения различных пленок-подложек для приготовления препаратов со створками диатомей и их изучения в ТЭМ.

В. А. Николаев (БИН) рассказал о методике подготовки материала для его изучения при помощи СЭМ. Особое внимание было уделено предварительной укладке панцирей на липкую ленту, что позволяет изучать и фотографировать объект в различных положениях и экономит время работы с микроскопом (меньше времени идет на поиск объекта).

В докладе **Генкала** и **Метелева** рассмотрены способы приготовления препаратов для СЭМ, ТЭМ, их хранения для неоднократного использования и изучения. Оптимальное напыление драгоценными металлами (золото+палладий) — это слой толщиной 8—10 нм. Вполне удовлетворительные результаты получаются и при напылении золотом, серебром, медью, алюминием. Большое значение имеет выбор режима работы микроскопа: ускоряющее напряжение и апертурная диафрагма, оптимальная величина которой равна 50 мкм, т. е. чем выше ускоряющее напряжение, тем лучше наблюдать толстостенные панцири, а чем меньше ускоряющее напряжение, тем больше контраст.

Э. И. Лосева (Институт геологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар) сообщила о разработке методики подготовки материала для СЭМ, особенностью которой является возможность изучения одного объекта в СЭМ и СМ.

В последующие четыре дня работы семинара каждый участник мог несколько часов работать на выбранном им типе микроскопа. Участники семинара отсняли свои объекты и проявили десятки, а некоторые — даже более сотни негативов. В процессе изучения своих материалов участники семинара оживленно обсуждали полученные результаты, обменивались мнениями, делились литературными новинками.

И. В. Макарова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1984.

CONTENTS

Page

Vassilchenko I. T. V. L. Komarov Botanical institute of the Academy of Siences of the USSR during the Great Patriotic War 1941—1945 577

Milashvili T. R., Gamaley Ju. V. The plastid structure in succulent leaves of different anatomical organization 580

COMMUNICATIONS 588

Sharkova V. E., Semikhatova O. A., Vassilyev A. E.. The role of phenolics in leaf gase exchange under cell damaging high temperature. (588). — **Basargin D. D.** Taxonomy of the two species of the genus *Saussurea* (*Asteraceae*) from the Kamchatkian District. (596). — **Nikiforova O. D.** The system of the genus *Vicia* (*Fabaceae*) in Siberia. (604). — **Chaplygina O. Ya.** On two species of the genus *Bracteacoccus* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*) from the soils of the USSR. (611). — **Matveyeva N. V., Zanokha L. L.** Some notes on the flora and vegetation of the Sibiryakov Island. (616). — **Chukavina A. P.** Some peculiar features of flora and vegetation of the salt-mountain Khodzhamumin (Southern Tajikistan). (624). — **Nauyalis I. I.** Growth pattern of club mosses in the lichen pine forests of Lithuania. (632). — **Zavadskaya I. G., Antropova T. A.** The effect of preliminary dehydration upon the reparation of protoplasmic streaming depressed by heating in leaf cells in higher plants. (641). — **Jushchenkova L. N.** On the reaction of *Festuca altissima* (*Poaceae*) and *Luzula pilosa* (*Juncaceae*) to the conditions of nitrogen nutrition and competition. (648). — **Goryshina T. K., Draskovits R. M., Szöke Z. A.** A comparative characteristic of the photosynthesis in herbaceous plants of the deciduous forests of Central and Eastern Europe. (654). — **Ivchenko I. S., Koziyakov A. S.** On the state of growth of mountain species *Rubus hirtus* (*Rosaceae*) in the Ukrainian Polessye. (659). — **Urusov V. M.** On the specific individualization of *Acer tschonoskii* and *Acer komarovii* (*Aceraceae*). (666). — **Zemskova E. A., Ulle Z. G.** Karyological studies in three species of the genus *Lotus* (*Fabaceae*). (672). — **Glagoleva N. G., Zemskova E. A.** Some new data on chromosome numbers and areas of two crimean species of the section *Empedoclea* of the genus *Sideritis* (*Lamiaceae*). (674).

NEW TAXA 677

Shtephyrtza A. G. New species of the genus *Clematis* (*Ranunculaceae*) and *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) from Early Sarmatian flora of Bursuk (Moldavia). (677). — **Pratov U.** Three new species of the genus *Climacoptera* (*Chenopodiaceae*) from Iran. (681).

FLORISTIC FINDINGS 684

Timokhina S. A. A supplement to the flora of the Eastern Tannu-Ola Mountain Range (Tuva ASSR). (684). — **Kurbanov D. K.** New additions to the flora of Kjurendag and the other low mountain regions of North-West Kopetdagh. (686).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 688

Boch M. S. Rare plants of the mires in the North-West of RSFSR and organization of their conservation. (688).

CHROMOSOME NUMBERS 698

Davlianidze M. T. Chromosome numbers in the representatives of the flora from Georgia. (698). — **Vakhtina L. I.** Chromosome numbers in some species of the genus *Allium* (*Alliaceae*) in the flora of the USSR. (700).

ANNIVERSARIES 702

Dolukhanov A. G., Kolakovsky A. A. Anna Lukyanovna Charadze (1905—1977) (towards the 80-th birthday). (702).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 706

Yatsenko-Khmelevsky A. A., Lebedenko L. A. (*A review*). Ultrastructural anatomy of higher plants. (A survey of the papers published by the Laboratory of Plant Anatomy of the USSR Academy of Sciences' Botanical Institute). (706). — **Vassilchenko I. T.**, *E. S. An, K. S. Botman, V. E. Goncharov, I. K. Dudura, L. Ya. Kul'bashina.* Reserve territories of Uzbekistan. 1982. (711). — **Golub V. B.** *N. A. Yarullina.* Primary biological productivity of soils of the Terek river delta. 1983. (713).

CHRONICLE 717

Makarova I. V. The second working seminar of diatomologists (Borok, 16—20 IV 1984). (717).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Васильченко И. Т. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР в дни Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. 577

Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией 580

СООБЩЕНИЯ 588

Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е. Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуре. (588). — **Басаргин Д. Д.** Таксономия двух видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Камчатской области. (596). — **Никифорова О. Д.** Система рода *Vicia* (*Fabaceae*) в Сибири. (604). — **Чаплыгина О. Я.** О двух видах рода *Bracteacoccus* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*), выделенных из почв СССР. (611). — **Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.** О флоре и растительности острова Сибирякова. (616). — **Чукавина А. П.** Особенности флоры и растительности соляной горы Ходжамумин (Южный Таджикистан). (624). — **Науялис И. И.** Особенности роста плаунов в лишайниковых сосняках Литвы. (632). — **Завадская И. Г., Антропова Т. А.** Влияние предварительного обезвоживания на репарацию подавленного нагревом движения протоплазмы клеток листьев высших растений. (641). — **Ющенкова Л. Н.** О реакции *Festuca altissima* (*Poaceae*) и *Luzula pilosa* (*Juncaceae*) на условия азотного питания и конкуренции. (648). — **Горышина Т. К., Драшкович Р. М., Сёке З. А.** Сравнительная характеристика фотосинтеза травянистых растений листопадных лесов Центральной и Восточной Европы. (654). — **Ивченко И. С., Козьяков А. С.** О произрастании монтанного вида *Rubus hirtus* (*Rosaceae*) в Украинском Полесье. (659). — **Урусов В. М.** О видовой обособленности *Acer tschonoskii* и *Acer komarovii* (*Aceraceae*). (666). — **Земскова Е. А., Улле З. Г.** Кариологическое изучение трех видов рода *Lotus* (*Fabaceae*). (672). — **Глаголева Н. Г., Земскова Е. А.** Новые данные о числах хромосом и ареалах двух крымских видов секции *Empedoclea* рода *Sideritis* (*Lamiaceae*). (674).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 677

Штефырца А. Г. Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). (677). — **Пратов У.** Три новых вида рода *Climacoptera* (*Chenopodiaceae*) из Ирана. (681).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 684

Тимохина С. А. Дополнение к флоре хребта Восточный Танну-Ола (Тувинская АССР). (684). — **Курбанов Д. К.** Новинки флоры Кюрендага и других низкогорий северо-западного Копетдага. (686).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 688

Боч М. С. Редкие растения болот Северо-Запада РСФСР и организация их охраны. (688).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 698

М. Т. Давлианидзе. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР. (698). — **Вахтина Л. И.** Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* (*Alliaceae*) флоры СССР. (700).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 702

Долуханов А. Г., Колаковский А. А. Анна Лукьяновна Харадзе (1905—1977) (к 80-летию со дня рождения). (702).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 706

Яценко-Хмелевский А. А., Лебеденко Л. А. (*Рецензия*). Ультраструктурная анатомия высших растений (Обзор работ лаборатории анатомии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР). (706). — **Васильченко И. Т.** *Э. С. Ан*, *К. С. Ботман*, *В. Е. Гончаров*, *И. К. Дудура*, *Л. Я. Кульбашина.* Заповедные территории Узбекистана. 1982. (711). — **Голуб В. Б.** *Н. А. Яруллина.* Первичная биологическая продуктивность почв дельты р. Терека. 1983. (713).

ХРОНИКА 717

Макарова И. В. Второй рабочий семинар диатомологов (Борок, 16—20 IV 1984). (717).

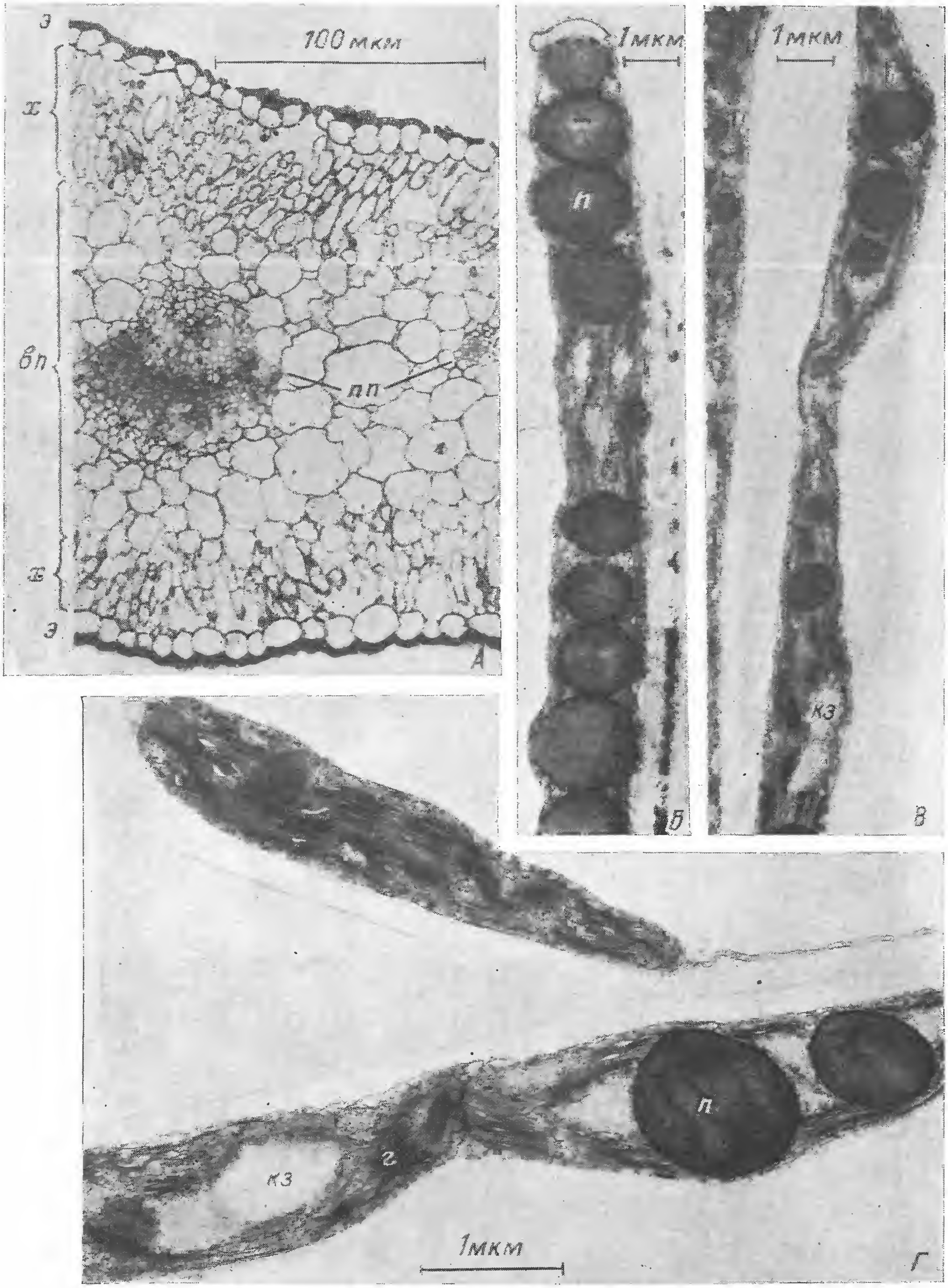


Табл. I. *Peganum harmala.*

А — расположение тканей на поперечном срезе листа; *Б*, *В* — пластиды из 2-го слоя хлоренхимы; *Г* — пластиды из 3-го слоя хлоренхимы. *э* — эпидерма, *х* — хлоренхима, *вп* — водоносная паренхима, *пп* — проводящий пучок, *г* — грана, *п* — пластоглобула, *кз* — крахмальное зерно.

К с. 582

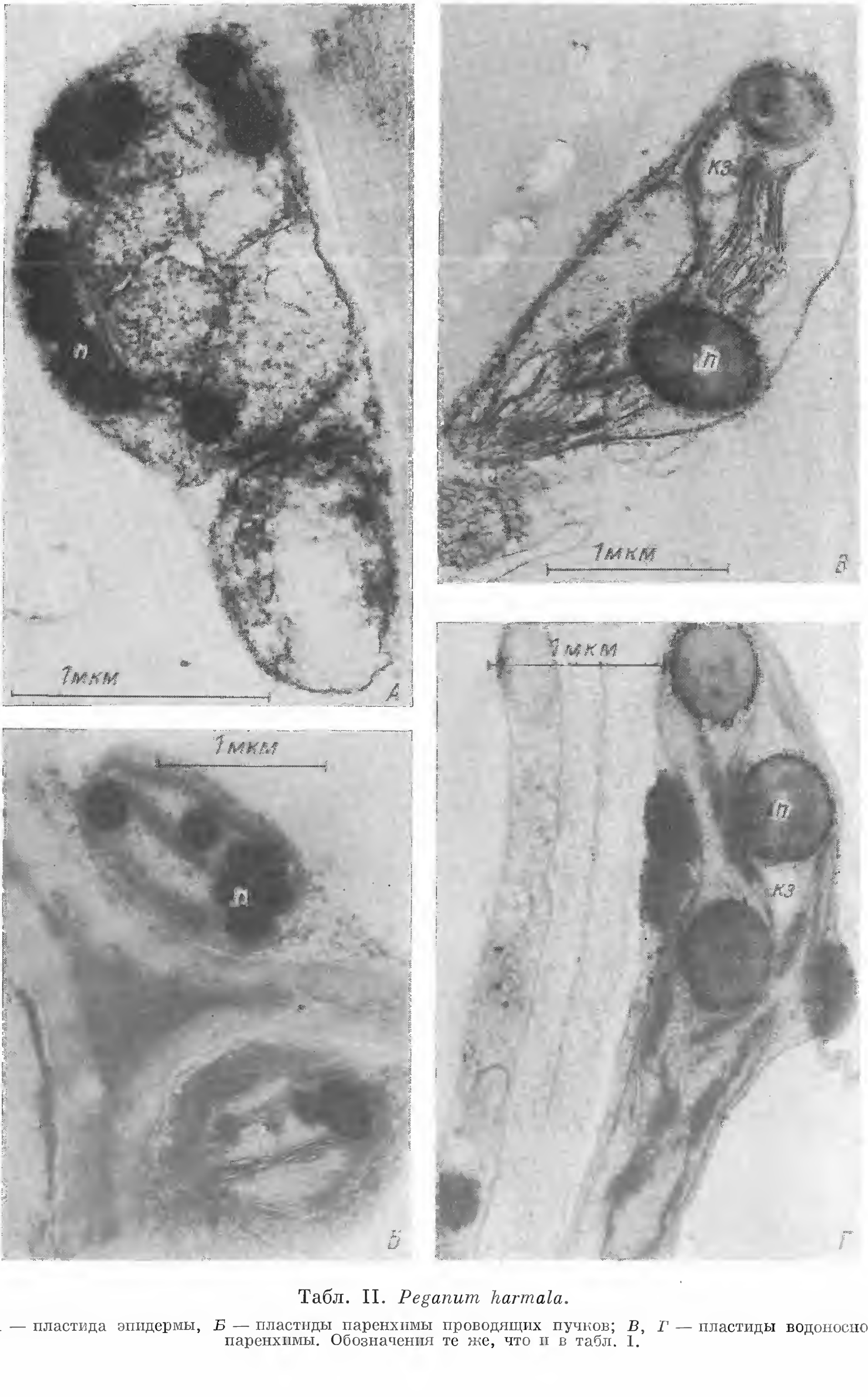


Табл. II. *Peganum harmala.*

А — пластида эпидермы, *Б* — пластиды паренхимы проводящих пучков; *В*, *Г* — пластиды водоносной паренхимы. Обозначения те же, что и в табл. I.

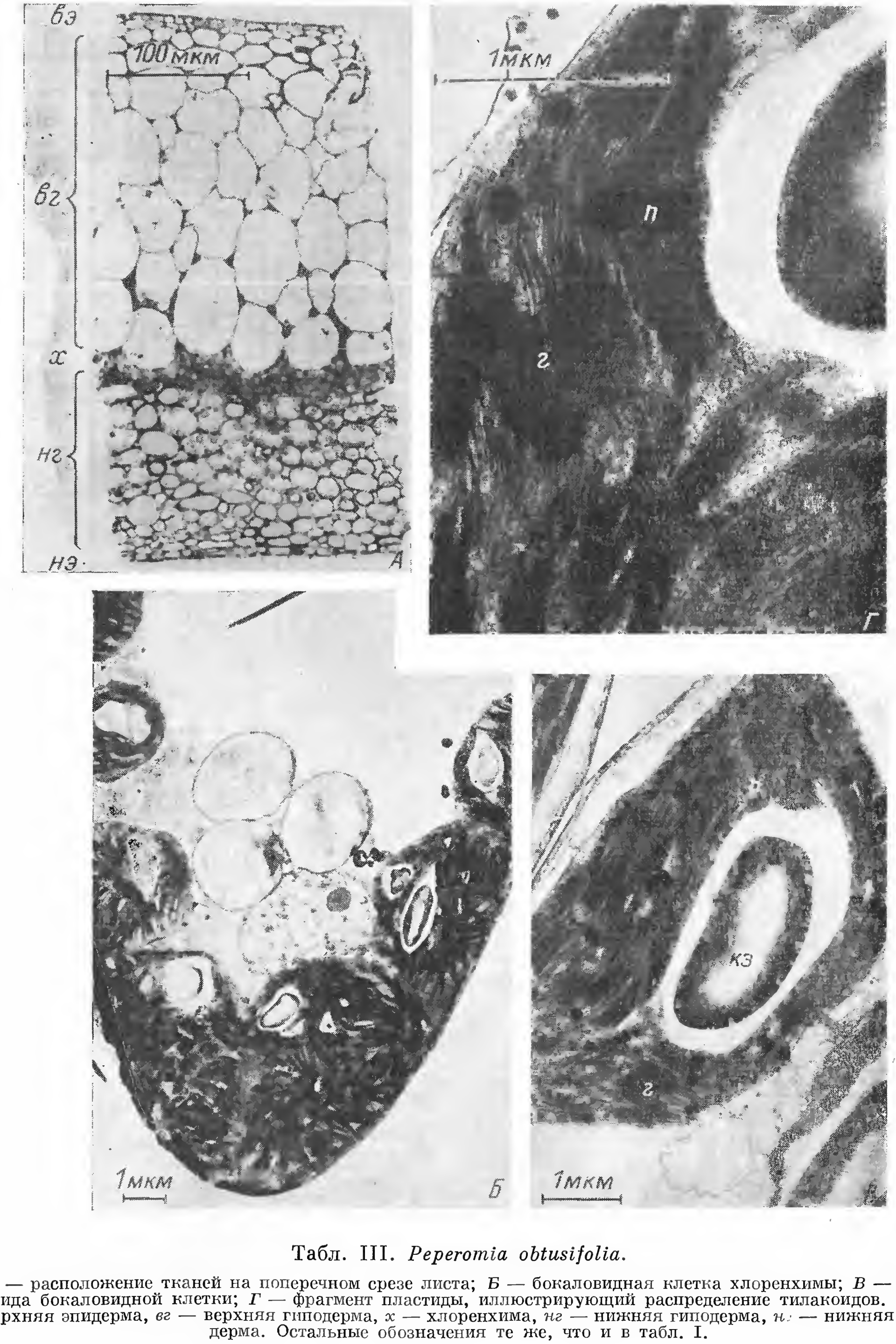


Табл. III. *Peperomia obtusifolia.*

А — расположение тканей на поперечном срезе листа; *Б* — бокаловидная клетка хлоренхимы; *В* — пластида бокаловидной клетки; *Г* — фрагмент пластиды, иллюстрирующий распределение тилакоидов. *вэ* — верхняя эпидерма, *вг* — верхняя гиподерма, *х* — хлоренхима, *нг* — нижняя гиподерма, *нэ* — нижняя эпидерма. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

К с. 583

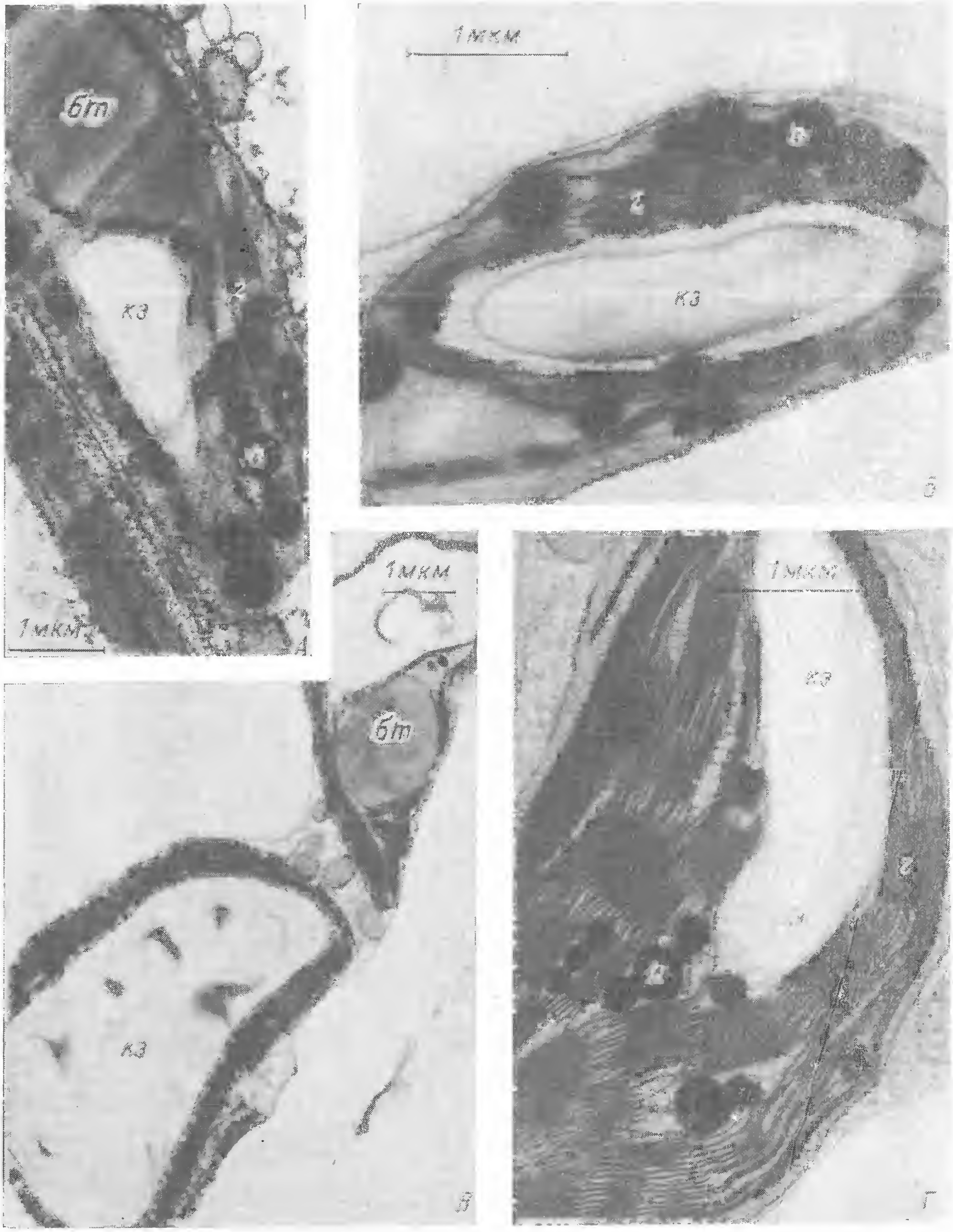


Табл. IV. *Peperomia obtusifolia.*

А, *Б* — пластиды из средней части верхней гиподермы; *В* — пластиды нижней гиподермы из слоя под хлоренхимой; *Г* — пластида из средней части нижней гиподермы. *бт* — белковое тело. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

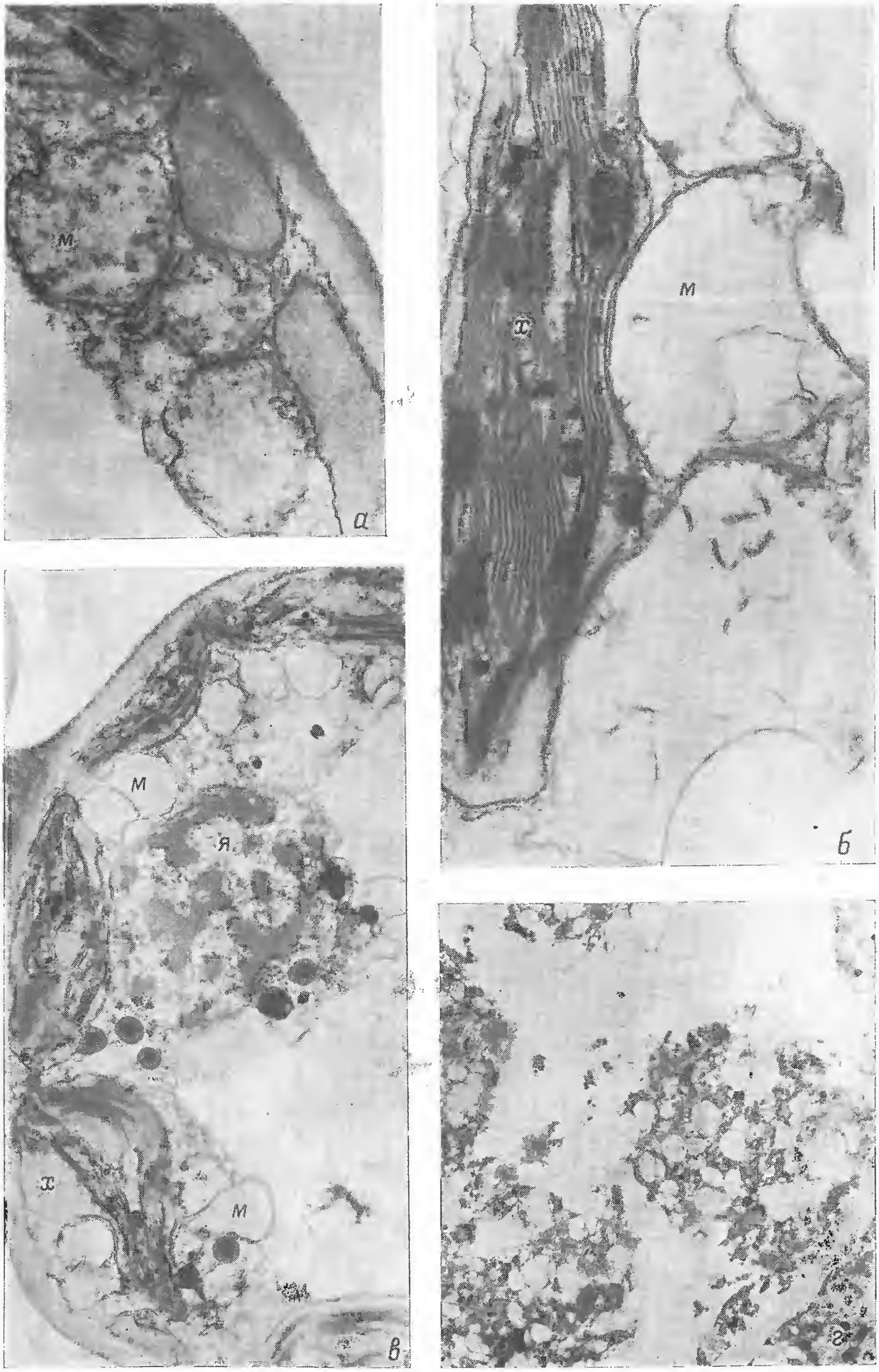


Табл. I. Изменение ультраструктуры клеток мезофилла *Ranunculus acris* под действием повышенной температуры (48°).

а — контроль; *б* — прогрев до начала экстрапоглощения кислорода, *в*, *г* — прогрев до полного развития экстрапоглощения кислорода. Увел.: *а*, *б* — 23 000; *в*, *г* — 7000. *м* — митохондрия, *х* — хлоропласт, *я* — ядро.

К с. 592

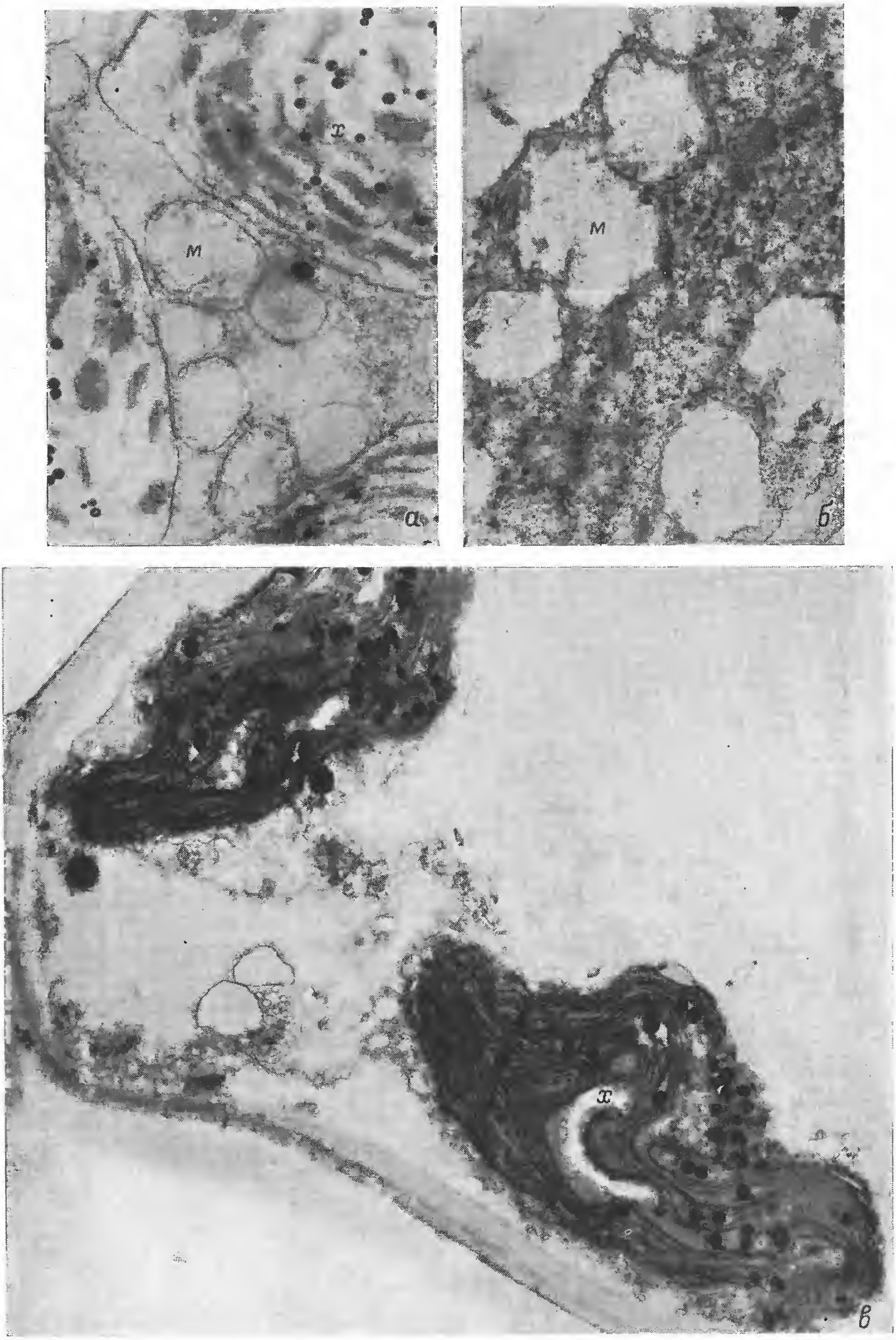


Табл. II. Изменение ультраструктуры клеток мезофилла *Myosotis palustris* под действием повреждающей температуры (48°).

а — контроль, *б* — прогрев до начала экстрапоглощения кислорода, *в* — прогрев до полного развития экстрапоглощения кислорода. Увел.: *а*, *б* — 15 000; *в* — 20 000. *м* — митохондрия, *х* — хлоропласт.

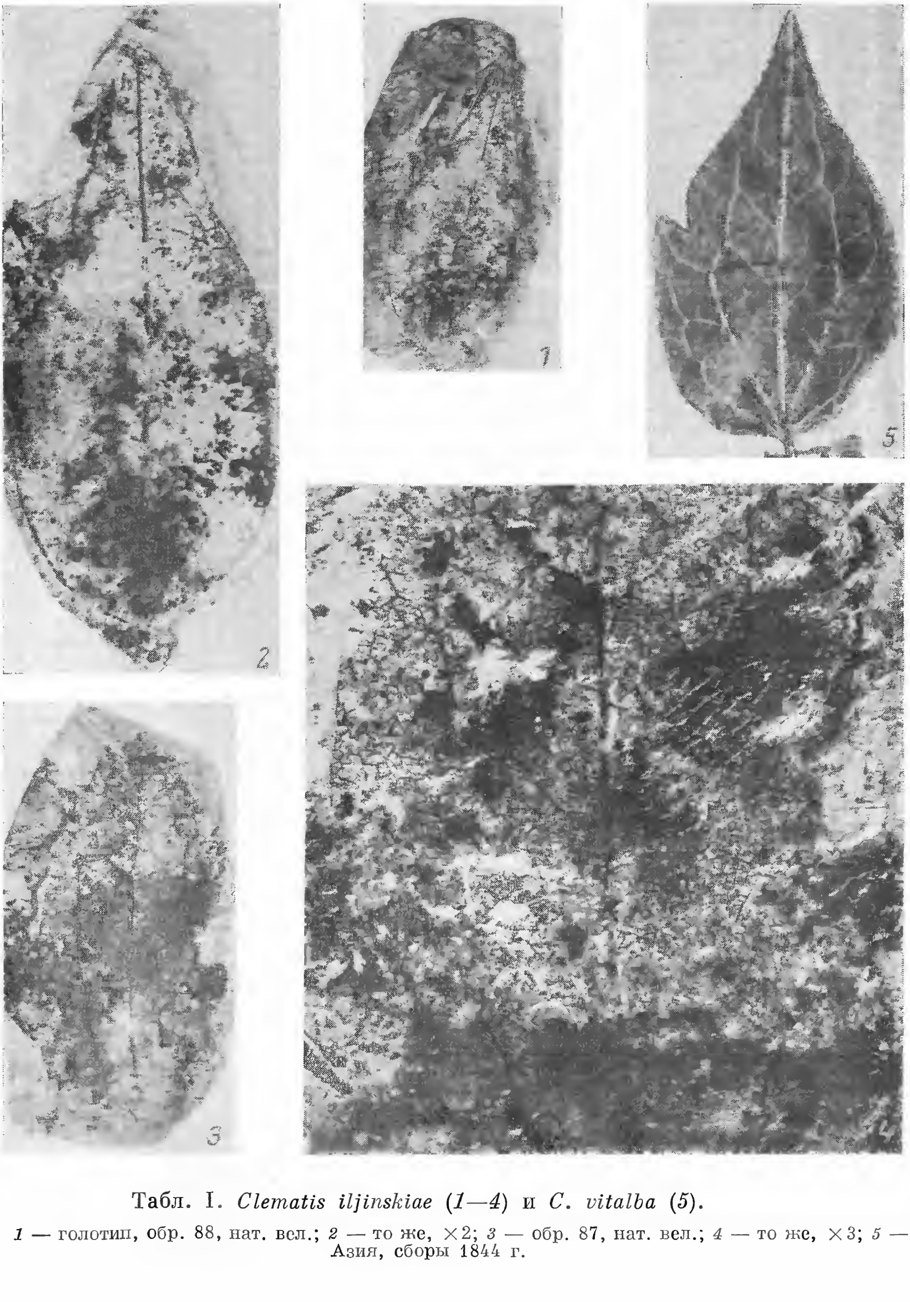


Табл. I. *Clematis iljinskiae* (*1—4*) и *C. vitalba* (*5*).

1 — голотип, обр. 88, нат. вел.; *2* — то же, ×2; *3* — обр. 87, нат. вел.; *4* — то же, ×3; *5* — лист, Азия, сборы 1844 г.

К с. 680

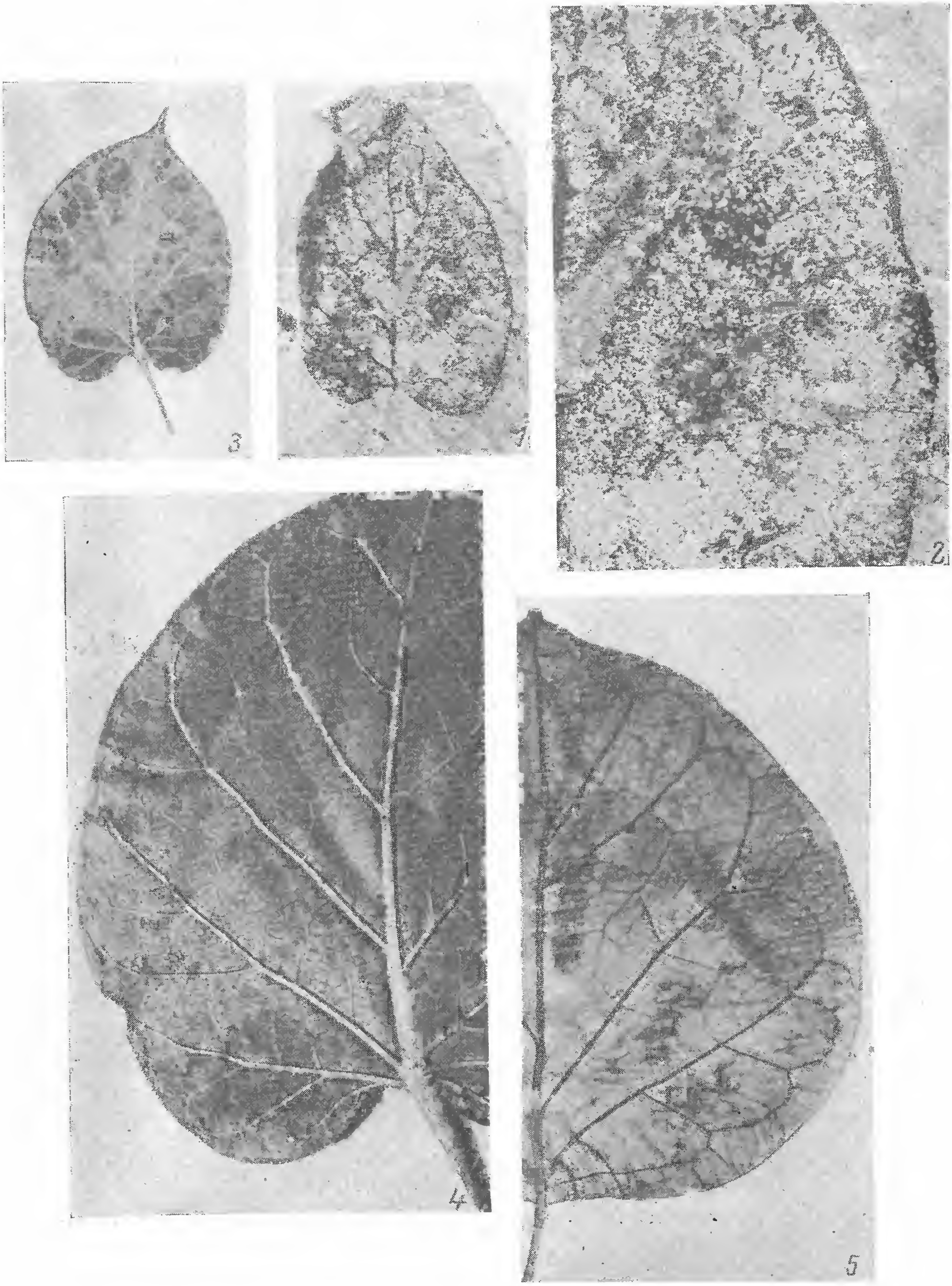


Табл. II. *Marsdenia takhtajanii* (*1*, *2*), *M. erecta* (*3*, *4*) и *M. tomentosa* (*5*).

1 — обр. 788, нат. вел.; *2* — то же, хорошо видно третичное жилкование правой части листа, ×3; *3*, *4* — лист, Азия, гербарный экз. № 348 (*3* — нат. вел., *4* — ×3); *5* — правая часть листа.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 5, 577—720